

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

KARLA PATRICIA DA SILVA

A COMPLEXIDADE VOCAL DE *TURDUS FLAVIPES* E SUA
CONTRIBUIÇÃO NA ECOLOGIA MIGRATÓRIA DA ESPÉCIE

CURITIBA

2019

KARLA PATRICIA DA SILVA

A COMPLEXIDADE VOCAL DE *TURDUS FLAVIPES* E SUA
CONTRIBUIÇÃO NA ECOLOGIA MIGRATÓRIA DA ESPÉCIE

Dissertação apresentada como requisito parcial
à obtenção do grau de Mestre, no Curso de
Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.
Setor de Ciências Biológicas, da Universidade
Federal do Paraná.

Orientador: André de Camargo Guaraldo

Coorientadora: Lilian Tonelli Manica

CURITIBA

2019

Universidade Federal do Paraná. Sistema de Bibliotecas.
Biblioteca de Ciências Biológicas.
(Dulce Maria Bieniara – CRB/9-931)

Silva, Karla Patricia da

A complexidade vocal de *Turdus flavipes* e sua contribuição na ecologia migratória da espécie. / Karla Patricia da Silva. – Curitiba, 2019.
62 p.: il.

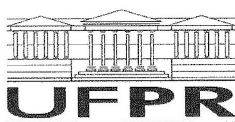
Orientador: André de Camargo Guaraldo

Coorientador: Lilian Tonelli Manica

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

1. Canto dos pássaros 2. Ave - Migração 3. Sabiás (Ave) I. Título II. Guaraldo, André de Camargo III. Manica, Lilian Tonelli IV. Universidade Federal do Paraná. Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

CDD (20. ed.) 598.8



MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SETOR SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO ECOLOGIA E
CONSERVAÇÃO - 40001016048P6

TERMO DE APROVAÇÃO

Os membros da Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-Graduação em ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO da Universidade Federal do Paraná foram convocados para realizar a arguição da dissertação de Mestrado de **KARLA PATRICIA DA SILVA** intitulada: **A COMPLEXIDADE VOCAL DE *TURDUS FLAVIPES* E SUA CONTRIBUIÇÃO NA ECOLOGIA MIGRATÓRIA DA ESPÉCIE**, após terem inquirido a aluna e realizado a avaliação do trabalho, são de parecer pela sua APROVAÇÃO no rito de defesa.

A outorga do título de mestre está sujeita à homologação pelo colegiado, ao atendimento de todas as indicações e correções solicitadas pela banca e ao pleno atendimento das demandas regimentais do Programa de Pós-Graduação.

CURITIBA, 30 de Abril de 2019.

LILIAN TONELLI MANICA

Presidente da Banca Examinadora (UFPR)

JEFFREY PODOS

Avaliador Externo (UMASS)

PEDRO DINIZ ALVES

Avaliador Externo (UVV)

AGRADECIMENTOS

A Deus pela inspiração e força para realização deste trabalho.

Aos meus pais e amigos pelo apoio emocional e à minha irmã Paula da Silva Ricardo Sánchez e ao meu noivo Evandro Rômulo Mattos por literalmente colocarem a “mão na massa” e dedicar a este trabalho alguns incansáveis finais de semana para me auxiliar na classificação das sílabas do repertório vocal de *Turdus f. flavipes*.

Aos meus professores Dr. André de Camargo Guaraldo e Dra. Lilian Manica por aceitarem me orientar, pela dedicação, conselhos e por serem excelentes profissionais. Tenham certeza que o tempo de esforço de vocês me fez ser uma profissional melhor.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia Comportamental e Ornitologia (LECO) pelas divertidas conversas e pela oportunidade de discutir ideias. Torço pelo sucesso de vocês!

Ao ornitólogo Dr. Carlos O. A. Gussoni pela enorme ajuda em identificar as imitações realizadas pelos indivíduos de *Turdus f. flavipes*. Seu talento é sensacional!

Ao Instituto Ambiental do Paraná (IAP) pela licença e a Fundação Grupo Boticário de Proteção à Natureza e a Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS) pela autorização e apoio para realizar essa pesquisa em suas respectivas áreas.

A alguns alunos da graduação pelo auxílio em campo, especialmente à Letícia Ceolin e Ariele Sbardella.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação pela oportunidade de fazer parte do corpo discente e me desenvolver pessoal e profissionalmente.

E por fim, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pelo apoio financeiro disponibilizado através da bolsa de estudos.

RESUMO

Como consequência do aprendizado, algumas aves podem apresentar variações populacionais e individuais em seu canto, as quais podem ser consequências de fenômenos que atuam na ontogenia do canto e nas condições ecológicas e culturais impostas a essas aves. A migração é um desses fenômenos e que pode isolar populações reprodutivas, conduzindo ao surgimento de variações entre elas, incluindo a vocal. Nesse contexto, nosso objetivo foi utilizar aspectos da vocalização para reforçar as evidências existentes de migração altitudinal na sábia-una *Turdus f. flavipes* (Turdidae). Indícios existentes de que essa espécie realiza movimentos altitudinais na Serra do Mar do Paraná, mostram que há picos na densidade populacional em todas as cotas altimétricas na estação reprodutiva. Porém, no período não reprodutivo ocorre, simultaneamente, declínio na densidade em áreas de altitudes alta e um aumento na densidade em áreas de baixada. Assim, hipotetizamos que indivíduos de diferentes cotas de altitudes (altas e baixas) possam estar culturalmente segregados por entrarem em contato direto somente no período não reprodutivo, quando a vocalização na espécie é quase inexistente e restrita a chamados, portanto sujeitos a um processo gradual de diferenciação vocal. Para testar essa hipótese, medimos os parâmetros acústicos do chamado e das sílabas e frases do canto em 18 machos de *T. f. flavipes* amostrados em seis localidades com diferentes cotas de altitude na Serra do Mar do Paraná. No canto, também analisamos imitações de outras aves realizadas por cada indivíduo. Comparamos essas variáveis entre as localidades e as altitudes utilizando métodos de ordenação. *Turdus f. flavipes* se revelou uma espécie com grande complexidade vocal, emitindo 1.507 tipos de sílabas (104 ± 33 tipos/indivíduo) em seu canto, das quais a maioria são exclusivas de um único indivíduo (84%) e outras são sílabas raras (45,32%). Além disso, a espécie imitou 23 espécies de aves e variou rapidamente a frequência emitida em suas vocalizações (de 1,5 a 12,58 kHz). Ao compararmos o chamado, sílabas e frases do canto e as imitações, embora não tenhamos observado diferenças entre as altitudes, os parâmetros acústicos das sílabas e frases diferiram entre as localidades. Nossos resultados demonstram que *T. f. flavipes* possui uma complexidade vocal mais acentuada do que outras espécies do gênero. Outras características do seu canto, tais como a grande exclusividade das sílabas e o baixo nível de compartilhamento entre os machos revelaram ser um aspecto influenciador da variação vocal entre as altitudes, um potencial indicador de que exista algum padrão de movimento na espécie. Porém, e como visto na literatura, a maneira como o canto é afetado pela migração é muito variado. Aqui não observamos a segregação vocal dos indivíduos de *T. f. flavipes* entre as diferentes cotas de altitude devido às características do canto da espécie, mas esses resultados nos impulsionam à aprofundar num futuro próximo nosso conhecimento sobre as pressões impostas no desenvolvimento vocal de *T. f. flavipes* como seleção sexual, estratégias de aprendizado e variação geográfica do canto em espécies com forte improvisação/invenção.

Palavras-chave: complexidade de canto, migração, repertório vocal, sábia-una, variação geográfica do canto.

ABSTRACT

As a consequence of learning, some birds may show population- and individual-level variations in their songs, which may result from phenomena that acts in their vocal ontogeny and the ecological and cultural conditions faced by these birds. Migration is one of such phenomena which may isolate breeding populations and lead to the onset of variations, including vocal, between them. Within this context, we aimed at using vocalization aspects to reinforce the existing evidences on the altitudinal migration behavior of the Yellow-legged Thrush *Turdus f. flavipes* (Turdidae). There are sings that this species performs altitudinal migrations within the Atlantic Forest in Paraná. Data show that population density peaks in all altimetric ranges during the breeding period, but that there is a reducing density towards at the higher altitudes during the non-breeding period followed by increasing density in the lowlands. Therefore, we hypothesized that *T. f. flavipes* individuals from different altitudinal ranges (high and low) may be culturally segregated. Birds from these populations may only contact each other during the non-breeding period, when the species vocalizations are rare and often restricted to calls, thus subjected to a gradual vocal differentiation process. To test this hypothesis, we measured multiple vocal parameters from calls, syllables and songs of 18 male *T. f. flavipes* sampled from six localities at different altitudes within the Paraná Atlantic Forest. We also analyzed song mimicry of other species made by each male. We run between-location and between-altitude comparisons of these parameters through ordination methods. *Turdus f. flavipes* reveled itself as a species with one of the most complex repertoires, producing 1,507 different syllables (104 ± 33 types/individual) in their songs and which mostly are individually exclusive (84%) and rare (45.32%). Besides this, the species mimic 23 bird species and also showed fast frequency variation in their songs (ranging from 1.5 to 12.58 kHz). When we compared call and song syllables and phrases and mimics, although we found no between-altitude differences, we did find that the acoustic parameters of phrases and syllables showed between-location differences. Our results thus show that *T. f. flavipes* had a more pronounced vocal complexity than other congeners. Other song traits, such as syllable exclusivity by individuals and the low number of between-males shared syllables revealed to be important aspects that influences the vocal altitudinal variation in the species and perhaps even signal some seasonal movements of the species. Nevertheless, and as it is recurrent in the literature, there are various ways in which migration may affect songs in birds. Here, we failed to record vocal segregation of *T. f. flavipes* between altitudes, likely due to the complexity of the species song. Yet, our results do push further studies to reveal more upon the pressures posed to the vocal development of *T. f. flavipes* such as sexual selection, vocal learning, and on geographic variation of song in species with marked ratios of song invention and improvisation.

Key words: geographic song variation, migration, song complexity, vocal repertoire, Yellow-legged Thrush.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	7
2 METODOLOGIA	11
2.1 Áreas de estudo	11
2.2 Coleta de dados	12
2.3 Análises acústicas	13
2.4 Análises estatísticas	16
3 RESULTADOS	18
3.1 Chamado	18
3.2 Canto	20
3.2.1 Repertório vocal	20
3.2.2 Sílabas	26
3.2.3 Frases	30
3.2.4 Imitações	32
4 DISCUSSÃO	36
REFERÊNCIAS	47
APÊNDICE - SONOGRAMAS DOS CHAMADOS E DAS SÍLABAS DE <i>Turdus f. flavipes</i>	58

1 INTRODUÇÃO

As aves atraem o ser humano desde os tempos mais antigos devido à beleza e diversidade das vocalizações que produzem (CATCHPOLE & SLATER, 2008). O canto é o tipo de som mais complexo produzido pelas aves, sendo este o principal foco em estudos comportamentais (MARLER, 2004), pois pode apresentar variações de acordo com o sexo (MENNILL & VEHRENCAMP 2005; DINIZ *et al.*, 2018), distribuição geográfica (PODOS & WARREN 2007), tamanho e densidade populacional (HAMAIO *et al.*, 2011; KROODSMA, 1999). Essas variações podem ser mais acentuadas em aves pertencentes à subordem Oscines em Passeriformes e nas ordens Psittaciformes e Apodiformes, cujo canto pode se manifestar na sua forma completa apenas mediante o aprendizado (BYERS & KROODSMA, 2016; CATCHPOLE & SLATER, 2008). Nestas espécies, a complexidade se revela pelo amplo repertório do canto (i.e., o número de diferentes tipos de notas/sílabas que um indivíduo emite), que é maior do que em aves cujo canto é inato, i.e. independe de aprendizado (BYERS & KROODSMA, 2016). Adicionalmente à capacidade de copiar sons de coespecíficos, algumas dessas aves podem imitar outras espécies, resultando em longos repertórios como, por exemplo, o sábio-poliglota *Turdus lawrencii* que imita os sons de 173 espécies de aves (HARDY & PARKER, 1997).

A variabilidade no canto das aves é, portanto, consequência de fenômenos que atuam desde a sua ontogenia (e.g., aprendizado), mas também das condições ecológicas e culturais às quais as populações estão sujeitas ao longo da evolução. No próprio processo de aprendizagem, o tempo que um indivíduo leva para cristalizar seu canto e não incluir mais elementos novos no seu repertório (i.e. se elas aprendem infinitamente ou não, respectivamente denominadas como “open” e “closed-learners”), pode definir o

tamanho final do seu repertório (BEECHER & BRENOWITZ, 2005). Da mesma forma, a ação da seleção sexual pode favorecer cantos mais longos e complexos, por serem de maior preferência pelas fêmeas (NOWICKI, PETERS & PODOS, 1998; SOMA & GARAMSZEGI, 2011). A fragmentação do habitat, por sua vez, pode influenciar na transmissão cultural dos elementos do canto pelo isolamento social (BRIEFER *et al.*, 2010) e pela influência na movimentação de indivíduos, contribuindo ou não para a troca de informações culturais entre as populações (LYNCH, 1996). Como consequência, variações populacionais e individuais em aves com canto aprendido podem resultar em variações geográficas intraespecíficas (SEARCY & NOWICKI, 2005; CATCHPOLE & SLATER, 2008), e até em dialetos vocais, isto é, vocalizações claramente distintas entre diferentes localidades, porém consistentes dentro de uma população (PODOS & WARREN 2007).

Os padrões de vocalização das aves nos permitem, portanto, compreender um outro comportamento que influencia diretamente nas condições sociais e ecológicas às quais as aves estão sujeitas: o movimento migratório. A migração, definida por movimentos cíclicos e sazonais entre as áreas de reprodução e invernada (SALEWSKI & BRUDERER, 2007), pode isolar o contato entre populações e assim conduzir a evolução cultural (LYNCH, 1996) de tal modo que variações vocais possam surgir entre essas populações (ARETA, 2012). Esse efeito da migração sobre o canto já foi bem visto em populações de *Zonotrichia leucophrys* (NELSON, MARLER & PALLERONI, 1995; NELSON, MARLER & MORTON, 1996), mas ainda são escassos os estudos sobre o tema (NAJAR & BENEDICT, 2018).

Dentre os diversos sistemas migratórios pelo mundo (CHESSER, 1994; FAABORG *et al.*, 2010), a migração intratropical é um dos deslocamentos mais curtos que ocorre na América do Sul (JAHN, LEVEY, SMITH, 2004). Dentro do sistema

intratropical, os migrantes podem realizar movimentos latitudinais, longitudinais e/ou altitudinais (FAABORG *et al.*, 2010), este último sendo o menos estudado entre todos e que envolve o deslocamento sazonal de indivíduos entre as diferentes cotas altimétricas (BARÇANTE, VALE & ALVES, 2017).

A migração altitudinal é comum nas regiões tropicais (HSIUNG *et al.*, 2018), sendo que dentre todas as espécies de aves que realizam esse comportamento no mundo, 44% está nos neotrópicos (BARÇANTE, VALE & ALVES, 2017). Entretanto, no Brasil pouco se conhece sobre os aspectos mais elementares destes comportamentos, inclusive sobre o período, as rotas e as causas da migração em diferentes espécies de aves (ALVES, 2007; SOMENZARI *et al.*, 2018). Isso se deve, entre outros fatores, ao alto custo de tecnologias para o rastreamento de indivíduos ao longo do ano como dispositivos GPS, acelerômetros, video-loggers em miniatura e de análises laboratoriais como as de razões de isótopos estáveis (WEBSTER *et al.*, 2005; NORBU *et al.*, 2013; RUTZ & TROS-CIANKO, 2013; GUARALDO, KELLY & MARINI, 2016). Tais informações são importantes para implementar ações, por exemplo, de conservação em áreas de reprodução e invernada (JAHN *et al.*, 2006; POWELL & BJORK, 2004; BEGON, TOWNSEND, HARPER, 2009) e para entender o impacto antrópico sobre as populações migratórias (FAABORG *et al.*, 2010).

No Brasil, três espécies de Turdidae, *Turdus amaurochalinus*, *T. subalaris* e *T. flavipes flavipes*, apresentam tanto uma evidente complexidade no canto quanto um provável movimento migratório altitudinal (ALVES, 2007; BARÇANTE, VALE, ALVES, 2017; SOMENZARI *et al.*, 2018). Dentre elas, destaca-se o *T. f. flavipes* (sabiá-una), que se distribui desde o sudeste do Brasil até o nordeste do Paraguai e Argentina (VOELKER *et al.*, 2007) e que possui grande versatilidade no canto, algo já conhecido para outras espécies do gênero (GRABOWSKI, 1979; BRIEFER *et al.*, 2010).

Evidências sobre a migração altitudinal em sabiá-una incluem registros sazonais da espécie na cidade do Rio de Janeiro (abril a novembro, SICK 2001; MALLET-RODRIGUES & NORONHA, 2003) e como item alimentar na dieta de *Bothrops insularis* em uma ilha no estado de São Paulo (abril a agosto, MARQUES *et al.* 2012). Bczuska *et al.* (em prep.) também realizou um estudo com o sábia-una em localidades ao longo da Serra do Mar do Paraná (algumas incluídas no presente estudo), onde avaliaram a ocorrência e densidade populacional de *T. f. flavipes* por censos em transeções e pontos de escuta. Os autores encontraram que a densidade populacional de *T. f. flavipes* flutuou sazonalmente na região, aparentemente acompanhando a frutificação da palmeira *Euterpe edulis* (CASTRO *et al.*, 2012) que ocorre temporalmente deslocada ao longo do gradiente altitudinal (BCZUSKA *et al.*, em prep.). Mais especificamente na Serra do Mar do Paraná, há picos na densidade populacional de *T. f. flavipes* em todas as cotas altimétricas na estação reprodutiva (BCZUSKA *et al.*, em prep.). Porém, no período não-reprodutivo, ocorre simultaneamente um declínio na densidade em altas altitudes e um aumento em baixas altitudes, sugerindo um comportamento migratório parcial altitudinal (BCZUSKA *et al.*, em prep.).

Neste trabalho nosso maior interesse é expandir os conhecimentos sobre o movimento migratório de *T. f. flavipes* na Serra do Mar do Paraná e por isso, focaremos na influência que a migração exerce sobre a vocalização da espécie, buscando especificamente identificar variações regionais na vocalização de *T. f. flavipes* que sirvam de evidências para caracterizar populações vocalmente isoladas entre si.

Para atingir este objetivo, inicialmente, descrevemos o repertório vocal de *T. f. flavipes*, incluindo os parâmetros acústicos de seus chamados, cantos e as imitações que essa espécie faz de outras aves. Para formular nossa hipótese, assumimos duas condições: a existência de fidelidade ao sítio natal para reprodução, comum na maioria

das espécies migratórias (NEWTON, 2010), e a influência do ambiente social e de trocas culturais na formação do repertório vocal dos indivíduos da espécie. Hipotetizamos que indivíduos de diferentes cotas de altitudes (altas e baixas) estão segregados culturalmente. Apesar destes indivíduos potencialmente se encontrarem durante o período de repouso reprodutivo, a redução drástica na emissão vocal da espécie neste período (BCZUSKA *et al.*, comunicação pessoal) deve submeter suas populações reprodutivas a um processo gradual de diferenciação vocal. Portanto, esperamos que indivíduos que se reproduzem nas localidades de altitudes altas possuam parâmetros acústicos dos chamados, canto e repertório vocal diferentes daqueles que se reproduzem nas localidades em baixas altitudes.

2 METODOLOGIA

2.1 Áreas de estudo

A Serra do Mar Paranaense é uma cadeia de montanhas com elevação máxima de 2.000 m a.n.m e está localizada na porção leste do Paraná, no sul do Brasil. Essa região está localizada no bioma Mata Atlântica, sendo coberta predominantemente por Floresta Ombrófila Densa. O clima pode variar conforme a altitude; até 700 m a.n.m o clima é subtropical úmido-mesotérmico (Cfa), segundo a classificação de Köppen, com temperatura média do mês mais quente superior a 22°C e no mês mais frio, inferior a 18°C, sem estação seca definida, verão quente e com geadas menos frequentes (MAACK, 2012). A partir dos 700 m a.n.m, o clima é do tipo subtropical úmido-mesotérmico com verão fresco (Cfb), com precipitações mais abundantes e a temperatura média do mês mais quente é inferior a 22°C (VANHONI & MENDONÇA, 2008).

Registramos a vocalização dos indivíduos de *T. f. flavipes* em estradas e trilhas

pré-existent com vegetação nativa localizadas em áreas rurais em três pontos de cada uma das seis localidades dispostas em duas cotas altimétricas (i.e. alto e baixo) na Serra do Mar do Paraná (Figura 1). As localidades em altitudes altas incluíram áreas rurais do município de Quatro Barras (~900 m a.n.m), o Parque Estadual Pico Marumbi/Mananciais da Serra (~1000 m a.n.m) e o Parque Estadual de Campinhos (~900 m a.n.m). As localidades em altitudes baixas incluíram áreas rurais dos municípios de Morretes (~65 m a.n.m;) e Tagaçaaba (~25m a.n.m) e a Reserva Natural Salto Morato (~35 m a.n.m).

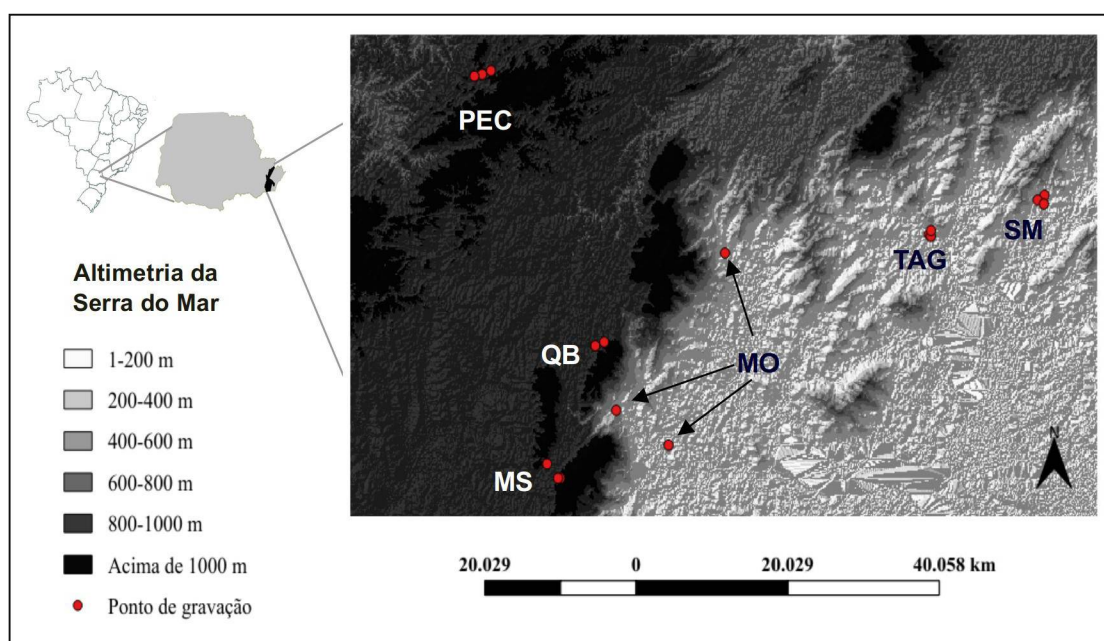


Figura 1. Localização das áreas onde as gravações foram realizadas. Cada localidade abrange diferentes altitudes ao longo da Serra do Mar paranaense. PEC: Parque Estadual de Campinhos; QB: Quatro Barras; MS: Mananciais da Serra; MO: Morretes; TAG: Tagaçaaba; SM: Reserva Natural Salto Morato. Os pontos vermelhos representam os indivíduos registrados, sendo três em cada localidade.

2.2 Coleta de dados

Para registrar as vocalizações, utilizamos um gravador digital Marantz PMD 661 MKII acoplado a um microfone unidirecional Sennheiser ME67, com taxa de

amostragem de 48 kHz e precisão de 24 bits. Todos os registros foram armazenados em arquivos WAVE. Realizamos as gravações de indivíduos entre 0630h am e 0600h pm, durante a estação reprodutiva de 2017, entre os meses de setembro a novembro, período assumido como de reprodução da espécie (OLIVEIRA *et al.*, 2014). Uma vez que os indivíduos não foram marcados, gravamos apenas indivíduos localizados uma distância mínima de 300 m entre si e em uma única visita a cada estrada ou trilha, minimizando as chances de reamostrar indivíduos. Assim como outras espécies de *Turdus*, o sábio-una é uma espécie territorialista (VOGEL, 2012) sendo uma das mais conspícuas do gênero, portanto consideramos que nossos dados refletem réplicas verdadeiras de indivíduos. Cada indivíduo foi gravado pelo máximo de tempo possível, buscando registrar os cantos (vocalização longa e com repertório complexo) e chamados (vocalizações mais simples) até o limite superior de 30 min ininterruptos ou até que o indivíduo parasse de vocalizar ou voasse para fora do campo de visão da pesquisadora. As gravações foram direcionadas a indivíduos machos, mas nas 445 h de esforços em campo foi possível registrar um evento raro, o comportamento vocal de uma fêmea, permitindo descrever o chamado por ela emitido. Essa fêmea registrada estava pareada com um macho e vocalizava apenas quando este se afastava dela.

Ao todo, registramos 78 machos e uma fêmea, com gravações variando de 1,45 a 64,31 min (média \pm DP: 19,04 \pm 13,07 min). Em cada localidade amostrada, utilizamos gravações de três indivíduos para comparações entre altitudes altas e baixas, utilizando como critério de escolha aquelas gravações que possuíam no mínimo 10 min de duração. No total, analisamos 18 machos com gravações de 17,5 a 64,3 min (média \pm DP: 33,9 \pm 9,4 min). Dada a complexidade da vocalização da espécie (ver Resultados), as análises acústicas foram feitas usando uma subamostragem aleatória de cinco trechos de boa qualidade (i.e., alta razão sinal/ruído e baixa sobreposição com outros sons)

escolhidos a partir de um minuto de gravação de cada indivíduo, obtendo assim cinco minutos de gravações analisadas por indivíduo.

2.3 Análises acústicas

Primeiramente, analisamos o chamado da espécie, que é um som mais curto e simples do que o canto e geralmente emitido em contextos como durante o voo ou frente a uma ameaça (CATCHPOLE & SLATER, 2008). Para o chamado, medimos os parâmetros acústicos (frequência mínima - F_{\min} , frequência máxima - F_{\max} , duração - D , frequência de pico - F_{pico}) em três emissões por indivíduo no caso dos machos e, no caso da única fêmea, em 10 emissões.

Analisamos o canto dos machos (fêmeas não foram registradas cantando) em três níveis de detalhamento: sílabas, frases e imitações. Uma sílaba foi definida como a emissão de sons contínuos ou grupo de sons contínuos separados por um espaço de tempo ≤ 25 ms (BRIEFER *et al.*, 2010). Criamos a visualização das sílabas em forma de catálogo usando os pacotes warbleR (ARAYA-SALAS & SMITH-VIDAURRE, 2017), seewave (ARAYA-SALAS, 2017) e Raven (SUEUR, AUBIN & SIMONIS, 2008) em ambiente R versão 3.5 (R CORE TEAM, 2018). Essa categorização foi feita por comparação visual entre as sílabas de todos os indivíduos, associada à sua posterior identificação nos espectrogramas. Para assegurar sua validade, este processo de classificação foi realizado independentemente por três observadores treinados (HEDLEY *et al.*, 2018; ARAYA-SALAS & WRIGHT, 2013) com um consenso final de classificação de 99% das sílabas. Atribuímos à cada sílaba um código único de identificação seguindo a ordem alfabética, com início em A e término em YAA. Devido à complexidade da vocalização de *T. f. flavipes*, essa triagem e produção do catálogo de sílabas demandou seis meses de dedicação intensiva para ser concluída, totalizando

~1.872 h de trabalho.

Para comparar os parâmetros acústicos das sílabas entre os indivíduos e suas respectivas localidades e cotas de altitudes (alta ou baixa), medimos os parâmetros acústicos apenas de sílabas compartilhadas entre os indivíduos amostrados. Para cada uma dessas sílabas compartilhadas, obtivemos aleatoriamente cinco réplicas de boa qualidade acústica por indivíduo, extraídas dos intervalos de cinco minutos pré-selecionados ao acaso (ver acima). As frases foram definidas como um conjunto de sílabas separadas por um intervalo de tempo ≥ 1 s (HEDLEY, 2016). Para testar se a duração das frases, tempo de silêncio entre as frases e quantidade de sílabas das frases diferiram entre as populações e as cotas de altitudes, selecionamos ao acaso cinco réplicas de frases de cada indivíduo.

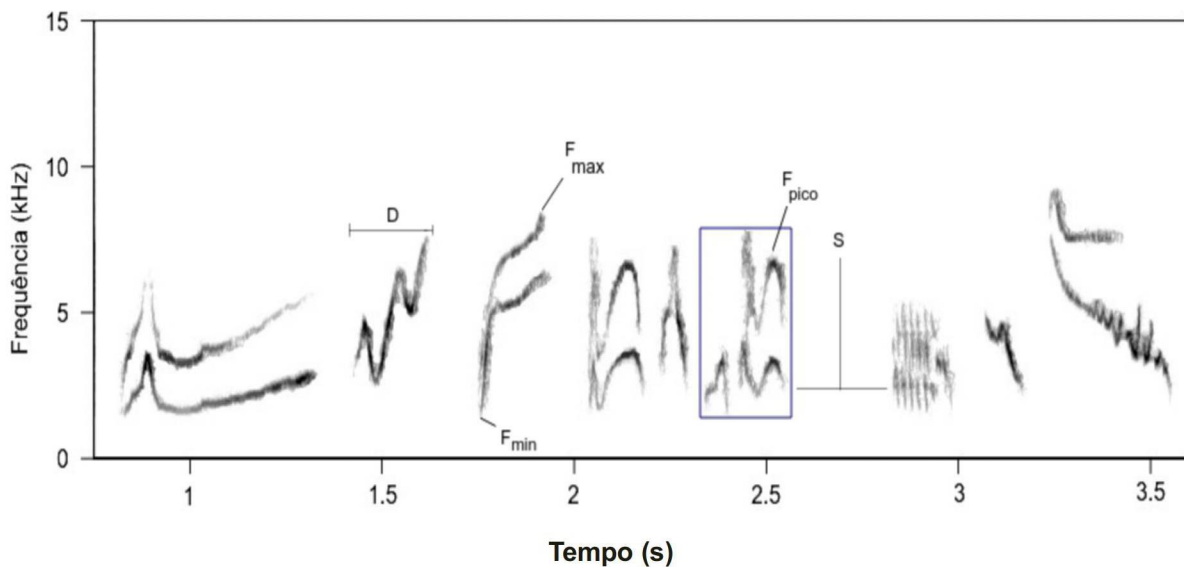


Figura 2. Espectrograma de parte de um canto emitido por um indivíduo de sabiá-una *Turdus f. flavipes* com a representação dos parâmetros acústicos medidos no chamado, sílabas e frases: frequência mínima (F_{\min}), frequência máxima (F_{\max}), duração (D), frequência de pico (F_{pico}) e tempo de silêncio (S) entre as frases (≥ 1 s). Notas com ≤ 25 ms de intervalo foram consideradas como uma única sílaba (retângulo azul).

A partir das sílabas e das frases, medimos os parâmetros acústicos como frequência mínima (F_{\min}), frequência máxima (F_{\max}), frequência de pico (F_{pico}) e duração (D), além do tempo de silêncio (S) entre as frases (Figura 2). Para a extração das medidas, todos os áudios foram convertidos em espectrogramas no software Raven Pro 1.5, com janela Hanning, tamanho de amostragem de 460 amostras e FFT de 512 amostras. Utilizamos um filtro *band-pass* de 1,5 kHz para retirada dos ruídos de fundo de baixa frequência (CHARIF, WAACK, STRICKMAN, 2010). Normalizamos a amplitude de cada arquivo para 0dB no software livre Audacity 2.3 (AUDACITY TEAM, 2019) e depois calculamos os valores de frequência e duração no software Raven Pro 1.5 (BIOACOUSTICS RESEARCH PROGRAM, 2014)). As frequências foram medidas usando o espectro de potência, considerando -20 dB como critério de corte para excluir sons de ruído e assim obter medidas confiáveis (ZOLLINGER *et al.*, 2012). A F_{pico} foi extraída utilizando o cálculo automatizado do programa Raven Pro 1.5 e representa a frequência com maior nível de energia (CHARIF, WAACK, STRICKMAN, 2010). A duração foi extraída analisando-se mutuamente o oscilograma e o espectrograma.

As imitações foram definidas como sons que mimetizam a vocalização de outras espécies, considerando a acuidade auditiva humana. Para testar se a composição de espécies imitadas pelos machos de *Turdus f. flavipes* diferiu entre as altitudes, a identificação desses sons foi feita em uma análise-cega (i.e, sem identificação das respectivas áreas a que os indivíduos pertenciam) dos 18 indivíduos amostrados, pelo ornitólogo Dr. Carlos O. A. Gussoni, experiente em levantamentos avifaunísticos há mais de 20 anos. Para cada indivíduo foram analisados 10 min ininterruptos de gravação do canto, sendo os registros de imitações organizados em uma matriz de ocorrência de espécies imitadas por cada macho de *T. f. flavipes* e posteriormente associada à sua

localização e cota altimétrica de origem.

2.4 Análises estatísticas

Para avaliar a suficiência amostral do repertório de sílabas em *T. f. flavipes*, calculamos uma curva de rarefação com estimativa de estabilização utilizando o pacote iNEXT (HSIEH & CHAO, 2016; CHAO *et al.*, 2014). A curva de rarefação é o método mais acurado para estimar o tamanho do repertório de uma espécie, principalmente daquelas que possuem uma vocalização diversificada, como é o caso dos sabiás (PESHEK & BLUMSTEIN, 2011).

Para testar se os parâmetros acústicos (F_{\min} , F_{\max} , F_{pico} , D , número de sílabas por frases e S) dos chamados, das sílabas compartilhadas e frases variaram entre as altitudes (alta e baixa) e entre as localidades, executamos uma análise de componentes principais (*Principal Components Analysis*; PCA) na matriz de correlação com o pacote vegan (OKSANEN *et al.*, 2018) para a qual selecionamos eixos com base no método de *broken-stick* (JACKSON, 1993). Realizamos uma análise de variância permutacional (*Permutational analysis of variance*; PERMANOVA) com 999 permutações e com medidas padronizadas pela distância Euclidiana (ANDERSON, 2001), comparando os eixos da PCA que explicaram a maior proporção da variação dos dados entre localidades e cotas de altitude (alta e baixa).

Algumas sílabas não foram emitidas por todos os 18 indivíduos amostrados. Assim, antes de executar a PCA e a PERMANOVA, imputamos os valores ausentes para as variáveis consideradas usando o pacote mice com o método pmm (*Predictive mean matching*) (BUUREN & GROOTHUIS-OUDSHOORN, 2010). A qualidade dos valores imputados foi assegurada pela semelhança entre a distribuição dos valores imputados e dos valores observados, indicando assim, que os valores imputados são

plausíveis (BUUREN & GROOTHUIS-OUDSHOORN, 2010), e pela proporção de valores ausentes nos nossos dados (47%), inferior ao limite máximo recomendado de 60% para a imputação (PENONE *et al.*, 2014).

Utilizando o catálogo de sílabas, testamos se a composição do repertório da espécie diferiu entre as altitudes e entre as localidades. Para isso, utilizamos o pacote *vegan* (OKSANEN *et al.*, 2018) para ordenar os dados em uma análise de escalonamento multidimensional não-métrico (*Non-metric Multidimensional Scaling*; NMDS), padronizando as distâncias entre as métricas pelo método de Bray-Curtis e assumindo três dimensões, i.e. eixos (MAIR, BORG & RUSCH, 2016). Em seguida, utilizamos uma análise de similaridade (*Analysis Of Similarities*; ANOSIM) com 999 permutações e distâncias padronizadas pelo método de Bray-Curtis para testar a similaridade do repertório entre as altitudes e localidades. Também utilizando ANOSIM, testamos a diferença entre espécies que foram imitadas pelos indivíduos em diferentes cotas de altitude (CLARKE, 1993). Todos os valores são apresentados como média \pm DP, exceto quando indicado, e assumindo $\alpha=0,05$.

3 RESULTADOS

3.1 Chamado

Os indivíduos de *T. f. flavipes* produziram chamados compostos por uma única sílaba e cujas frequências variaram de 5,92 kHz a 10,83 kHz. A PCA das amostras de chamado gerou dois eixos (PC1 e PC2) que explicaram ~99% da variação dos dados (Tabela 1), sendo que estes não diferiram entre as localidades e as altitudes (altitudes: $F = 1,91$; $gl = 1$; $R^2 = 0,03$; $P = 0,16$; localidades: $F = 1,33$; $gl = 4$; $R^2 = 0,09$; $P = 0,28$; Figura 3). Com relação ao único chamado de fêmea amostrado, é possível notar a diferença de seus parâmetros acústicos entre os sexos: machos apresentaram um chamado três vezes (~0,33 s) mais longo do que o da fêmea (Tabela 2; Figura 1 do apêndice).

Tabela 1. Autovetores de cada componente principal (PC) da PCA realizada com os parâmetros acústicos do chamado dos machos de *T. f. flavipes* (n=18). F_{\min} : frequência mínima; F_{\max} : frequência máxima; F_{pico} : frequência de pico e D: duração.

Parâmetro acústico	PC1	PC2
F_{pico}	0.55	0.15
F_{\min}	0.55	0.18
F_{\max}	0.55	0.14
D	0.27	-0.96
Porcentagem de explicação	77.93	20.60

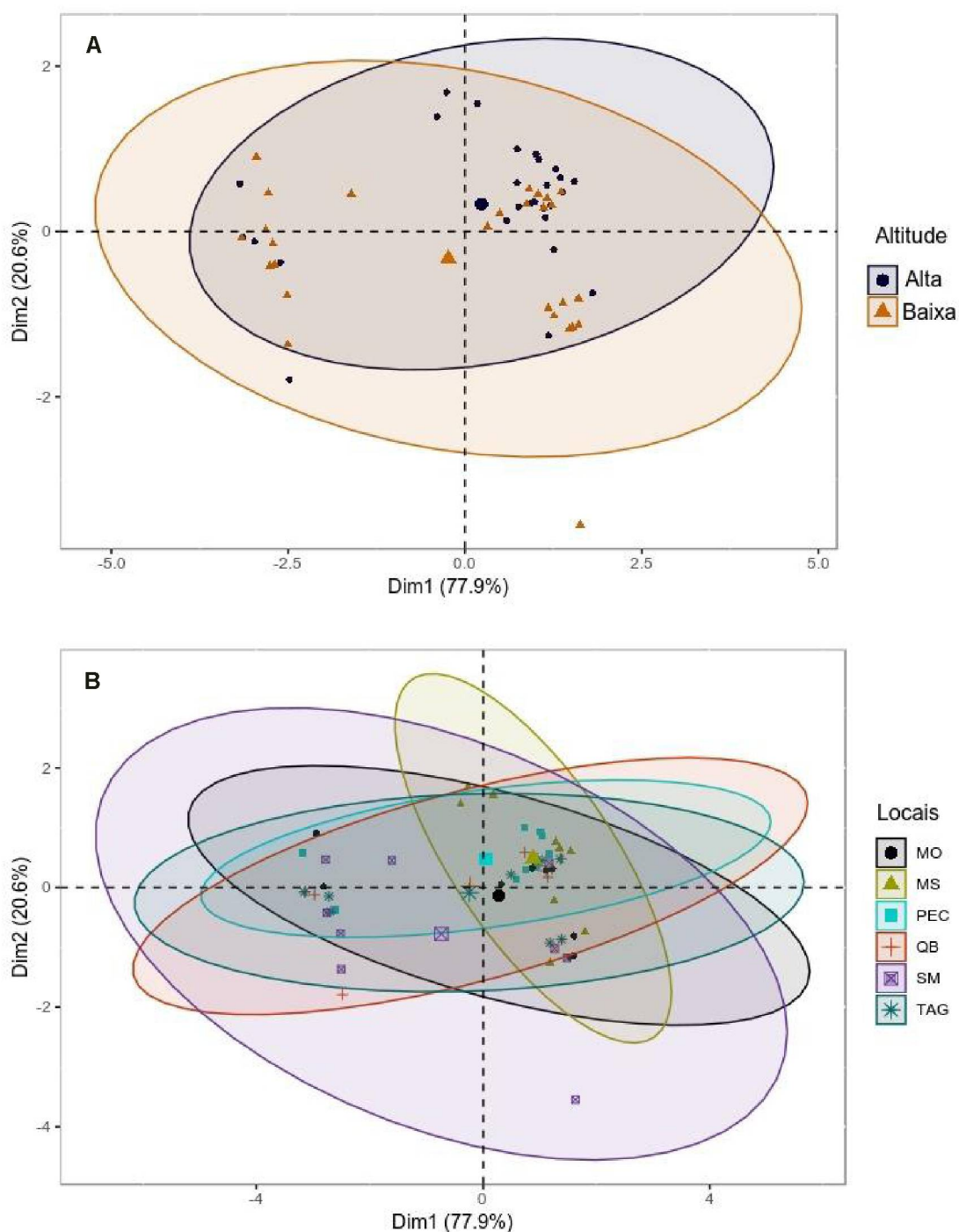


Figura 3. Primeiro e segundo componentes principais (PCA) de cada chamado emitido pelos machos de *T. f. flavipes* (representado por cada símbolo), evidenciando a ausência de diferenças entre indivíduos de cada altitude (A) e de cada localidade (B). MO: Morretes; MS: Mananciais da Serra; PEC: Parque Estadual de Campinhos; QB: Quatro Barras; SM: Reserva Natural Salto Morato e TAG: Tagaça. As elipses mostram a dispersão e orientação dos parâmetros acústicos em cada altitude e localidade com níveis de confiança de 95%.

Tabela 2. Média e desvio padrão dos parâmetros acústicos das vocalizações de *T. f. flavipes* e das seis sílabas compartilhadas (B, D, G, DG, FJ, JO) entre a maioria dos machos amostrados em cada altitude. N: número de indivíduos amostrados; F_{\min} : frequência mínima; F_{\max} : frequência máxima; F_{pico} : frequência de pico (aquela na qual é depositada a maior energia) e D: duração.

Tipo de vocalização	Sexo	Altitude	N	F_{\min} (kHz)	F_{\max} (kHz)	F_{pico} (kHz)	D (s)
chamado	F	baixa	1	$7,00 \pm 1,06$	$9,62 \pm 3,17$	$7,79 \pm 3,81$	$0,11 \pm 0,01$
chamado	M	alta	9	$8,71 \pm 5,26$	$9,92 \pm 6,00$	$9,21 \pm 5,56$	$0,37 \pm 0,14$
chamado	M	baixa	9	$6,84 \pm 6,05$	$8,22 \pm 7,20$	$7,33 \pm 6,45$	$0,35 \pm 0,25$
B	M	alta	6	$4,38 \pm 3,17$	$6,75 \pm 4,83$	$5,42 \pm 3,89$	$0,13 \pm 0,10$
B	M	baixa	6	$4,16 \pm 2,88$	$6,60 \pm 4,52$	$5,15 \pm 3,55$	$0,13 \pm 0,09$
D	M	alta	8	$3,31 \pm 1,76$	$4,80 \pm 2,29$	$3,55 \pm 2,16$	$0,19 \pm 0,09$
D	M	baixa	6	$3,00 \pm 2,26$	$3,79 \pm 2,84$	$4,04 \pm 2,66$	$0,22 \pm 0,16$
G	M	alta	4	$2,02 \pm 1,76$	$3,97 \pm 3,43$	$3,24 \pm 2,81$	$0,27 \pm 0,24$
G	M	baixa	6	$2,31 \pm 1,37$	$3,62 \pm 2,14$	$3,12 \pm 1,84$	$0,22 \pm 0,14$
DG	M	alta	5	$2,28 \pm 2,24$	$4,01 \pm 3,47$	$3,64 \pm 3,15$	$0,05 \pm 0,05$
DG	M	baixa	6	$2,71 \pm 1,64$	$4,29 \pm 2,51$	$3,77 \pm 2,26$	$0,08 \pm 0,06$
FJ	M	alta	6	$2,41 \pm 1,84$	$4,43 \pm 3,37$	$3,35 \pm 2,58$	$0,07 \pm 0,05$
FJ	M	baixa	4	$2,09 \pm 1,75$	$4,55 \pm 3,79$	$3,10 \pm 2,25$	$0,09 \pm 0,07$
JO	M	alta	5	$5,13 \pm 4,23$	$8,58 \pm 6,72$	$7,06 \pm 5,50$	$0,07 \pm 0,06$
JO	M	baixa	7	$5,85 \pm 3,94$	$9,39 \pm 5,93$	$8,38 \pm 5,29$	$0,09 \pm 0,06$

3.2 Canto

3.2.1 Repertório vocal

No total de 90 min de gravações do canto de *T. f. flavipes* (5 min/indivíduo), registramos e classificamos um total de 7.261 sílabas. Esta amostragem revelou um repertório de 1.507 tipos de sílabas para a espécie, com média de repertório individual de 104 ± 33 tipos de sílabas (Tabela 3). Apesar da diversidade de sílabas, as análises de suficiência amostral revelam que o repertório registrado é inferior ao potencial esperado para a espécie e indivíduos (Figura 4). As estimativas de estabilização das curvas de rarefação mostram que, mesmo se dobrássemos a quantidade de sílabas registradas, i.e. ~180min de gravações e ~3.600h de trabalho de triagem das sílabas, teríamos somente três indivíduos (5, 7 e 14) com tendência à estabilização (Figura 4; Tabela 3).

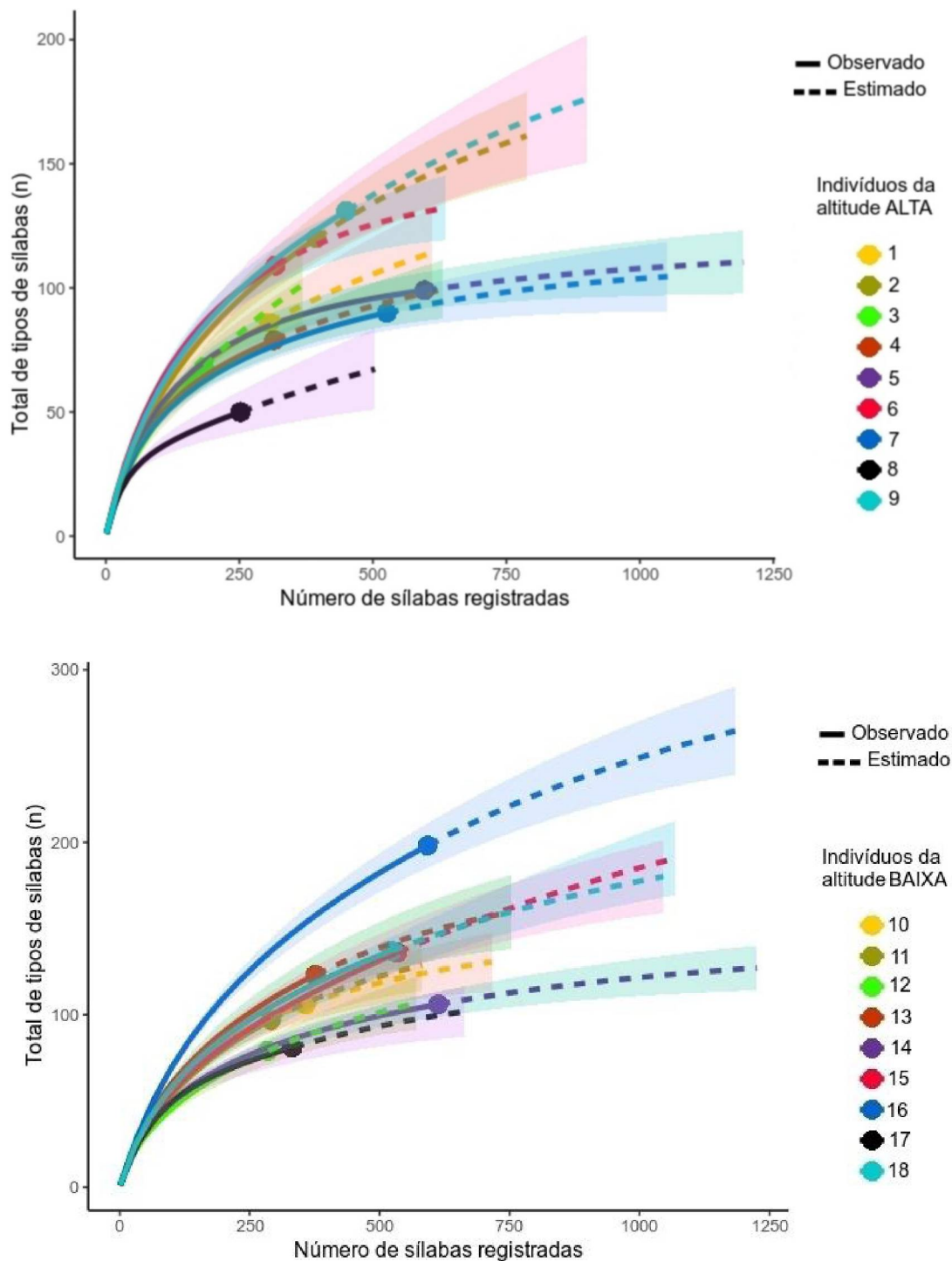


Figura 4. Curvas de rarefação com estimativas individuais de tamanho de repertório separadas por altitude (alta: ~900 m a.n.m.; baixa: ~30 m a.n.m.). Apenas os indivíduos 5, 7 e 14 mostram uma tendência à estabilização da curva.

Tabela 3. Localização dos indivíduos amostrados em áreas de Floresta Atlântica do litoral do Paraná, número de sílabas registradas (em 5 min de gravações) e repertório (tipos de sílabas em 5 min de gravações) observados e número de sílabas e repertório estimados para os indivíduos. PEC: Parque Estadual de Campinhos; QB: Quatro Barras; MS: Mananciais da Serra; MO: Morretes; TAG: Tagaçaba; SM: Reserva Natural Salto Morato. O número de sílabas e repertório estimados foram obtidos em curvas de rarefação (ver métodos).

Indivíduo	Cota de altitude	Altitude (m a.n.m)	Local	Longitude (GMS)	Latitude (GMS)	Número de sílabas observado	Repertório observado	Número de sílabas estimado	Repertório estimado
1	Alta	865	QB	48°55'55.05"O	25°20'44.33"S	306	87	612	158
2	Alta	907	QB	48°55'09.69"O	25°20'28.59"S	394	119	788	200
3	Alta	865	QB	48°55'55.05"O	25°20'43.78"S	184	68	368	161
4	Alta	1033	MS	48°58'52.35"O	25°29'43.87"S	315	78	630	117
5	Alta	931	MS	48°59'59.88"O	25°28'45.54"S	600	100	1194	117
6	Alta	1015	MS	48°59'04.32"O	25°29'43.82"S	318	108	636	142
7	Alta	900	PEC	49°04'44.78"O	25°01'59.56"S	526	90	1052	111
8	Alta	924	PEC	49°05'29.88"O	25°02'14.68"S	252	49	504	116
9	Alta	872	PEC	49°06'09.33"O	25°02'22.10"S	450	130	900	231
10	Baixa	27	MO	48°49'42.54"O	25°27'28.99"S	358	104	716	146
11	Baixa	103	MO	48°54'08.63"O	25°25'07.13"S	291	96	582	152
12	Baixa	54	MO	48°44'55.44"O	25°14'25.38"S	285	79	570	134
13	Baixa	10	TAG	48°27'42.64"O	25°13'09.24"S	376	122	752	183
14	Baixa	9	TAG	48°27'32.75"O	25°13'16.34"S	613	106	1226	140
15	Baixa	62	TAG	48°27'32.23"O	25°12'53.20"S	534	134	1068	272
16	Baixa	39	SM	48°17'54.92"O	25°10'28.97"S	595	199	1184	323
17	Baixa	20	SM	48°18'30.07"O	25°10'48.81"S	341	82	664	123
18	Baixa	18	SM	48°17'58.26"O	25°11'04.61"S	523	136	1046	222

Duas características presentes no canto de *T. f. flavipes* contribuem para a complexidade do seu repertório vocal. A primeira delas é a grande quantidade de sílabas exclusivas no repertório (84%), ou seja, sílabas que são emitidas somente por um indivíduo (Figura 5): apenas seis sílabas (Figura 2 do apêndice) foram compartilhadas pela maioria dos indivíduos (i.e., de 10 a 14 indivíduos) e representaram 8,9% de todo o repertório de sílabas de *T. f. flavipes*. A segunda característica é que os machos produzem muitas sílabas raras, emitidas apenas uma vez (45,32% de todo o repertório da espécie; Figura 5; Figura 2 do apêndice). Sendo assim, construímos uma nova curva de rarefação excluindo as sílabas raras a fim de visualizar a influência destas sílabas na suficiência amostral do repertório dos indivíduos. Nesse caso, observamos que atingiríamos uma tendência de estabilização para a maioria dos indivíduos (n=15) ao dobrar o número total de sílabas registradas (Figura 6).

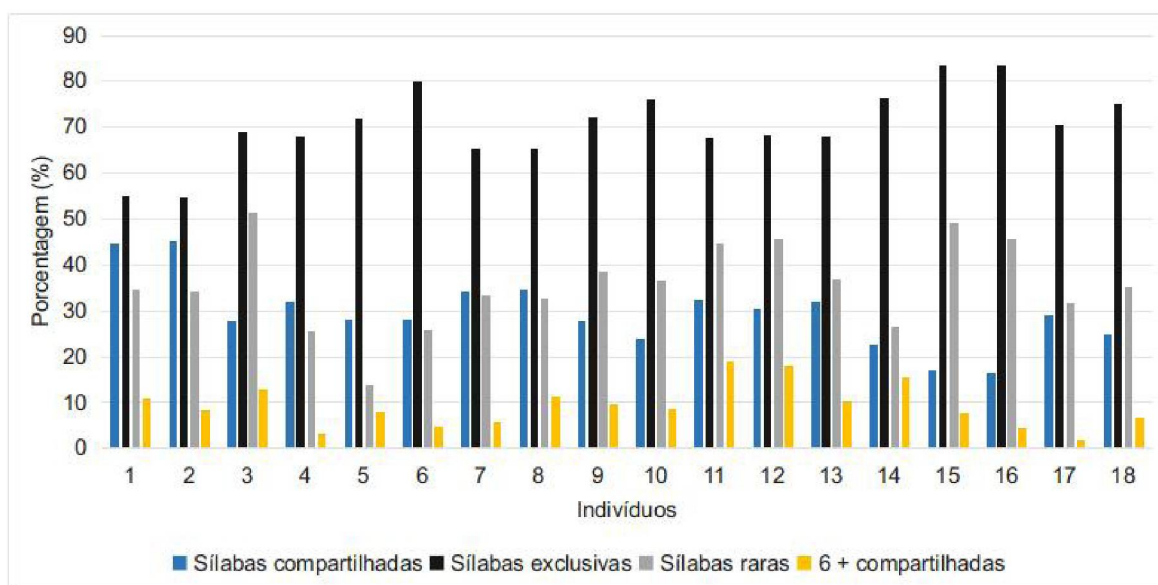


Figura 5. Porcentagem de todas as sílabas compartilhadas (presentes em mais de um indivíduo), sílabas exclusivas (emitidas por um macho apenas), sílabas raras (emitidas apenas uma vez) e das seis sílabas compartilhadas pela maioria dos machos (6+ compartilhadas) no repertório de 18 indivíduos de *Turdus f. flavipes* amostrados no litoral do Paraná.

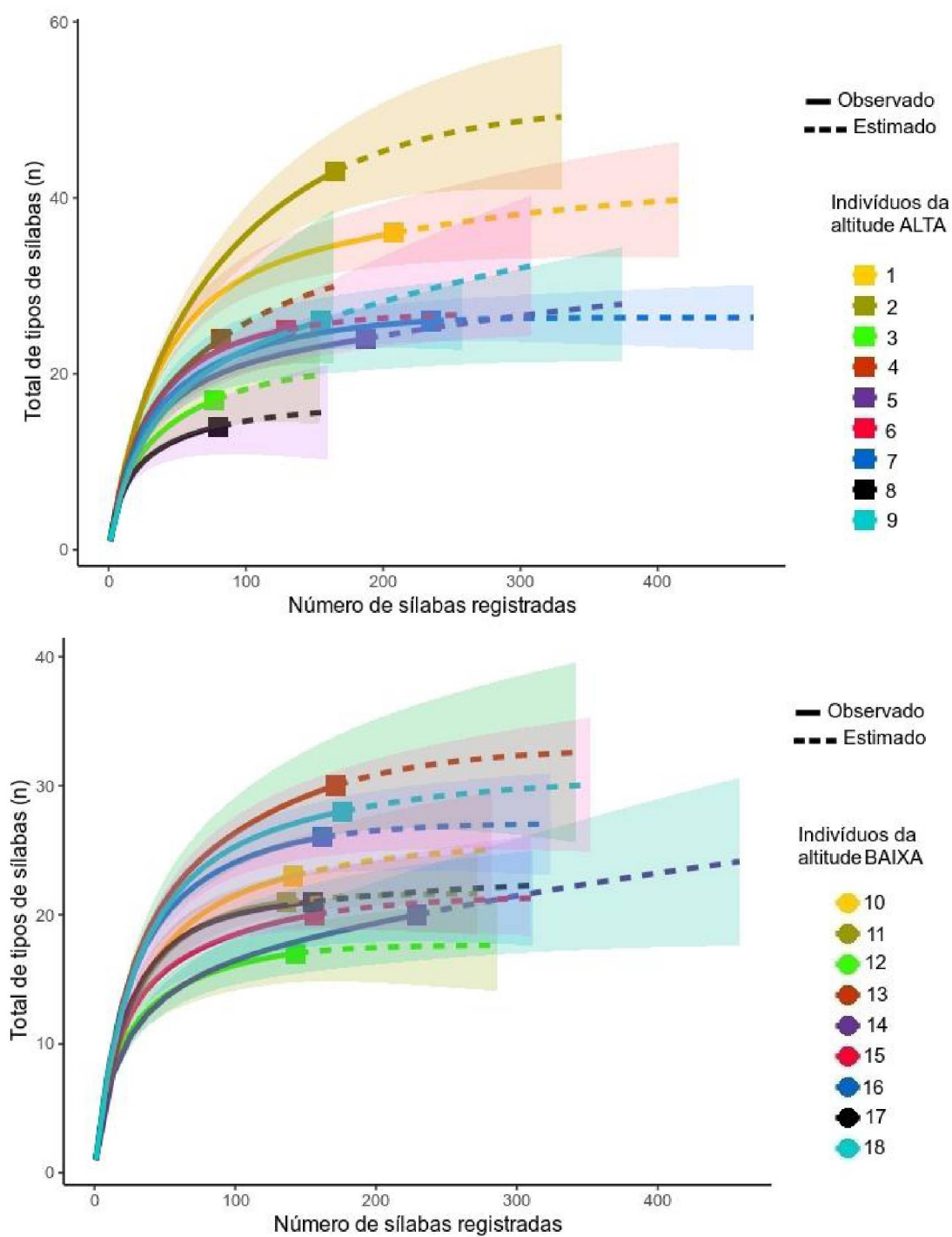


Figura 6. Curva de rarefação e extrapolação dos repertórios dos indivíduos de *Turdus f. flavipes* no litoral do Paraná excluindo as sílabas raras (i.e, sílabas emitidas apenas uma vez). (A) indivíduos da altitude alta; (B) indivíduos da baixada.

Os cantos apresentaram frequências F_{\min} e F_{\max} que variaram entre 1,51 a 12,58 kHz e cujas frases apresentaram $11,49 \pm 8,28$ sílabas, produzidas a uma taxa de 1 a 5

sílabas.s⁻¹, D (duração) de $3,76 \pm 2,97$ s e S (tempo de silêncio) de $4,62 \pm 3,46$ s (ver Figura 7 para os valores individuais).

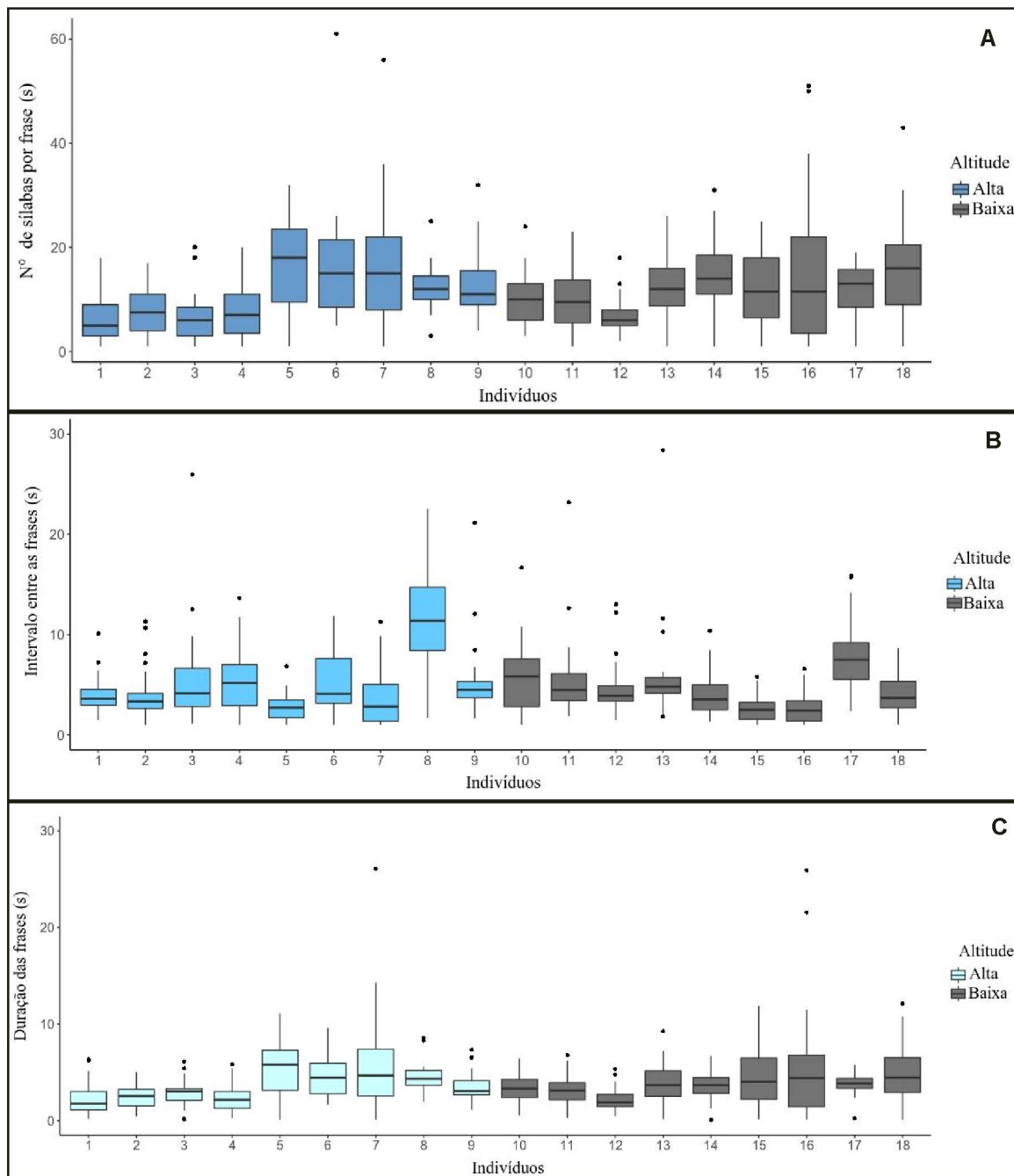


Figura 7. Parâmetros medidos nas frases de cada indivíduo macho de *T. f. flavipes* em diferentes altitudes amostradas no litoral do Paraná: (A) número de sílabas por frase; (B) tempo de silêncio entre as frases; (C) duração das frases. As linhas verticais cinzas representam o desvio padrão de cada valor médio.

3.2.2 *Sílabas*

Considerando as seis sílabas compartilhadas entre a maioria dos machos (Tabela 2), realizamos duas PCAs para comparar os parâmetros entre as altitudes e as localidades. Na primeira PCA, incluímos os dados dos indivíduos de todas as localidades em suas respectivas altitudes, encontrando seis eixos que explicaram 66,7% da variação dos dados (Tabela 4). Os indivíduos do PEC apresentaram posição distinta na ordenação em relação aos indivíduos das demais localidades ($F = 4,27$; $gl=1$; $R^2 = 0,03$; $P = 0,001$, Figura 8A), e foram responsáveis pela variação significativa dos parâmetros das sílabas compartilhadas entre as altitudes. Os indivíduos do PEC emitiram a sílaba D em maior frequência e com menor duração (Tabela 4) do que os indivíduos das demais localidades. Numa segunda PCA, excluímos os indivíduos do PEC e confirmamos que a diferença entre as altitudes se devia à presença desses indivíduos na análise (Figura 8B). Essa segunda PCA produziu cinco eixos que explicaram 65,3% da variação dos dados (Tabela 5). Sem os indivíduos do PEC, os parâmetros das sílabas compartilhadas não variaram entre as altitudes ($F = 1,34$; $gl = 1$; $R^2 = 0,01$; $P = 0,20$; Figura 8B e C), mas variaram entre as localidades ($F = 4,66$; $gl = 3$; $R^2 = 0,16$; $P = 0,001$; Figura 9), apesar dos baixos valores de R^2 . As sílabas que mais contribuíram para as diferenças entre as localidades foram as sílabas DG e FJ, evidenciado pela alta relação de todos os parâmetros dessas sílabas a ao menos um eixo da PCA (Tabela 4).

Tabela 4. Relação das variáveis (*loadings*) com cada componente principal (PC) da PCA realizada com os parâmetros acústicos das sílabas compartilhadas entre machos de *Turdus f. flavipes* (n=18) amostrados na costa do Paraná. Na primeira coluna, os parâmetros medidos (F_{pico} : frequência de pico; F_{min} : frequência mínima; F_{max} : frequência máxima e D: duração) são seguidos código de identificação das seis sílabas compartilhadas entre a maioria dos indivíduos e consideradas na análise. Em negrito estão as variáveis mais relacionadas a cada PC. Valores pequenos (<0.1) foram omitidos (-).

Parâmetro acústico – tipo de sílaba	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6
F_{pico} - B	0.10	-	0.18	0.14	0.15	0.42
F_{min} - B	0.24	0.17	-0.13	-	-	0.33
F_{max} - B	0.15	0.16	0.10	0.19	0.25	0.33
D - B	0.15	0.21	-0.18	0.18	-	-0.23
F_{pico} - D	0.39	-0.21	-	-	-	-0.11
F_{min} - D	0.36	-0.28	-	-	-	-
F_{max} - D	0.40	-0.20	-	-	-	-0.10
D - D	-0.33	-	-0.14	-	0.23	-
F_{pico} - G	0.16	0.19	-0.19	0.30	-	-
F_{min} - G	-0.21	-0.22	-	0.20	-0.29	-
F_{max} - G	0.13	0.26	-	0.40	-	-0.23
D - G	0.23	-	-	-	0.24	-0.12
F_{pico} - DG	-	-0.22	-0.44	-	-0.14	0.12
F_{min} - DG	-0.11	-	-0.27	0.27	-	0.20
F_{max} - DG	-	-0.11	-0.46	-0.10	0.11	0.28
D - DG	-	-0.10	-	-0.29	0.46	0.14
F_{pico} - FJ	-	0.11	-	0.31	-0.32	0.12
F_{min} - FJ	0.15	-	0.27	-0.16	-0.33	0.23
F_{max} - FJ	-	-	-0.23	-0.23	-0.42	-
D - FJ	-	-0.13	-0.24	0.11	-	-0.39
F_{pico} - JO	-0.12	0.43	-0.10	-0.14	-	-0.18
F_{min} - JO	-	0.35	-	-0.20	-	-
F_{max} - JO	0.19	0.30	-0.10	-0.35	-0.14	-
D - JO	0.21	0.12	-0.34	-0.17	-	-
Porcentagem de explicação	19.83	13.61	10.10	8.76	7.50	6.40

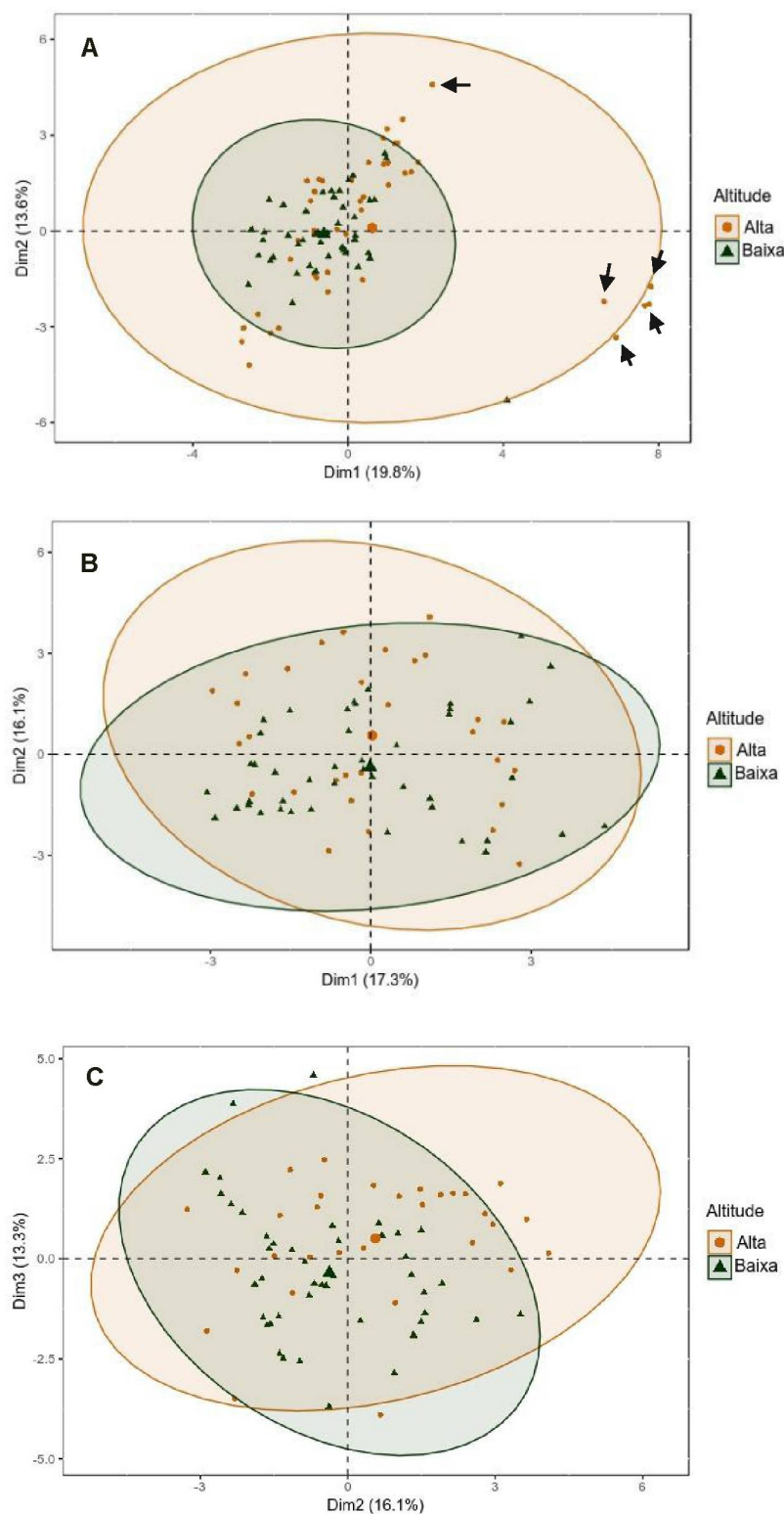


Figura 8. Gráficos dos componentes principais (PCA) para as seis sílabas compartilhadas entre a maioria dos indivíduos de *Turdus f. flavipes* no litoral do Paraná. (A) Gráfico com os dois primeiros componentes principais, incluindo os dados de todas as localidades; as setas indicam indivíduos do Parque Estadual de Campinhos, responsáveis pela diferença significativa entre as cotas de altitude; (B, C) Gráficos sem os dados do PEC, representando os três primeiros componentes principais.

Tabela 5. Relação dos parâmetros (*loadings*) acústicos com cada componente principal (PC) da PCA realizada com os parâmetros acústicos das sílabas compartilhadas entre machos de *Turdus f. flavipes*, excluindo as amostras do Parque Estadual de Campinhos (Ver resultados). Na primeira coluna, os parâmetros medidos (F_{pico} : frequência de pico; F_{min} : frequência mínima; F_{max} : frequência máxima; D: duração) são seguidos pelo código de identificação das sílabas. Em negrito estão as variáveis mais relacionadas a cada PC. Valores pequenos (<0.1) foram omitidos (-).

Parâmetro acústico – tipo de sílaba	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5
F_{pico} - B	0.25	0.25	0.24	0.20	-
F_{min} - B	0.17	0.12	0.23	0.13	-0.37
F_{max} - B	0.21	0.10	-	-0.37	-0.28
D - B	-	0.20	-	-0.20	-0.56
F_{pico} - D	-	-	-	-	-
F_{min} - D	-	-	-	-	-
F_{max} - D	-	-	-	-	-
D - D	0.14	-	-0.28	-0.18	-
F_{pico} - G	-	0.36	-0.12	-0.11	0.11
F_{min} - G	-	-0.20	-0.29	0.13	-
F_{max} - G	-	0.41	-	-0.17	-
D - G	-	-	0.10	-0.28	-
F_{pico} - DG	0.39	-	-0.28	0.11	-
F_{min} -DG	0.28	-	-0.33	0.13	-0.19
F_{max} -DG	0.38	-0.14	-0.26	0.23	-
D - DG	0.28	-0.33	0.27	-	-
F_{pico} - FJ	-0.10	0.40	0.13	0.19	0.13
F_{min} - FJ	-0.23	-	-0.13	0.43	-0.14
F_{max} - FJ	-	0.36	0.15	0.34	-
D - FJ	0.18	-	-	-0.19	0.51
F_{pico} - JO	-0.21	0.18	-0.24	-0.17	0.10
F_{min} - JO	-0.42	-	-	-	-
F_{max} - JO	0.14	-	-	0.27	-
D - JO	-	0.12	-0.44	-	0.16
Porcentagem de explicação	17.25	16.10	13.30	10.54	8.11

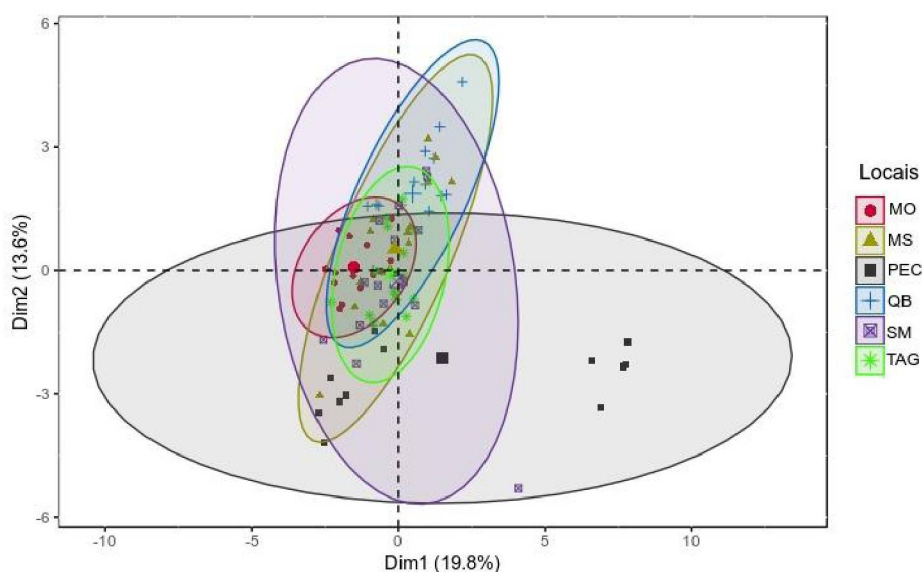


Figura 9. Gráfico com os dois primeiros componentes principais (PCA) das seis sílabas compartilhadas pela maioria dos machos de *Turdus f. flavipes* em cada localidade amostrada no litoral do Paraná. MO: Morretes; MS: Mananciais da Serra; PEC: Parque Estadual de Campinhos; QB: Quatro Barras; SM: Reserva Natural Salto Morato; TAG: Tagaça.

Tabela 6. Relação dos parâmetros acústicos com cada componente principal (PC) da PCA realizada para as frases de *Turdus f. flavipes*. Valores pequenos (<0.1) foram omitidos (-).

Parâmetro acústico	PC1	PC2
Número de sílabas	0,70	-
Duração da frase	0,70	-
Intervalo entre as frases	-	0,99
Porcentagem de explicação	63,47	33,29

3.2.3 Frases

Em relação às frases, os dois primeiros eixos da PCA explicaram 96,8% da variação observada, sendo que a duração e o número de sílabas por frase foram as variáveis mais relacionados ao eixo 1 e o intervalo entre as frases ao eixo 2 (Tabela 6). Não houve diferença nos parâmetros acústicos das frases entre

as altitudes ($F = 2,05$; $gl = 1$; $R^2 = 0,03$; $P = 0,15$; Figura 10A), mas sim entre as localidades ($F = 16,04$; $gl = 4$; $R^2 = 0,10$; $P = 0,001$; Figura 10B) em relação ao intervalo entre as frases, ao número de sílabas que as compõem e à duração. Ao analisar a composição do repertório de sílabas, não observamos diferenças entre as altitudes (ANOSIM; $R = 0,08$, $P = 0,15$; Figura 11). É possível notar a grande variabilidade individual presente na composição do repertório, pois indivíduos de uma mesma localidade estão distantes entre si (Figura 11).

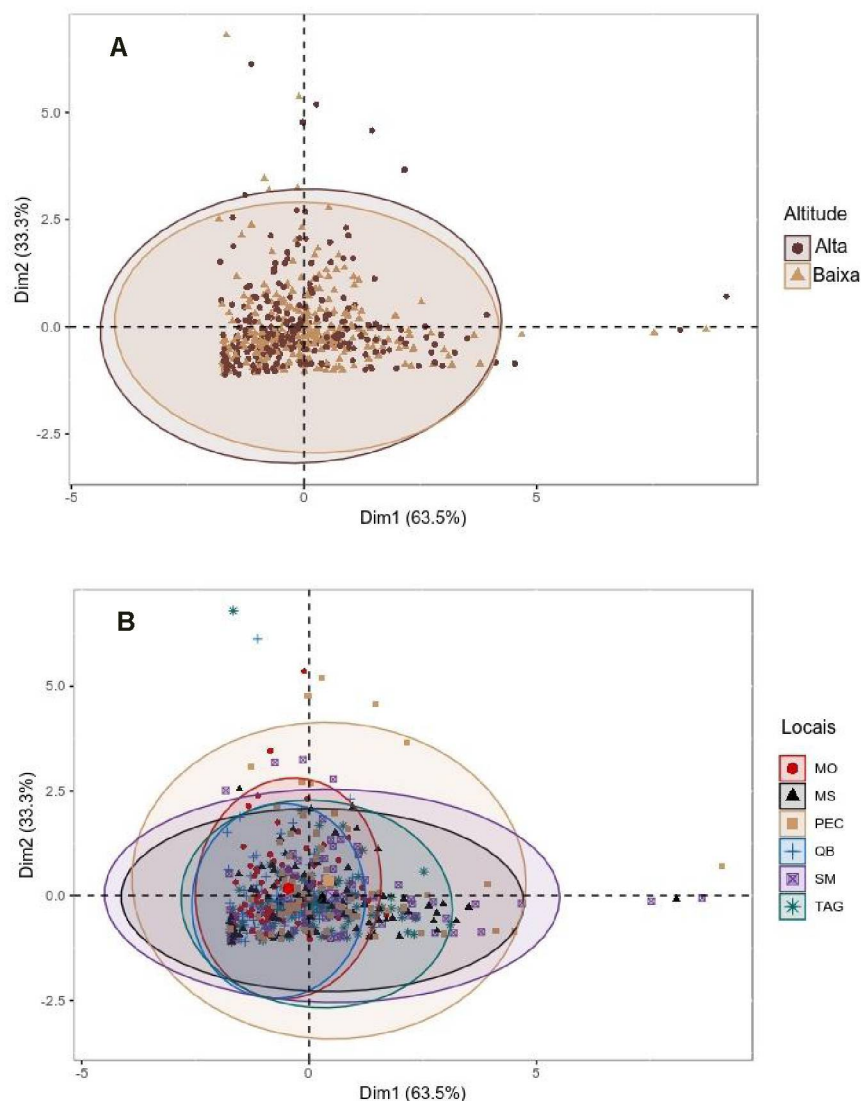


Figura 10. Gráfico de ordenação a partir dos parâmetros acústicos das frases de *Turdus f. flavipes* amostrados em diferentes altitudes (A) e localidades (B) na costa do Paraná. MO: Morretes; MS: Mananciais da Serra; PEC: Parque Estadual de Campinhos; QB: Quatro Barras; SM: Reserva Natural Salto Morato; TAG: Tagaça.

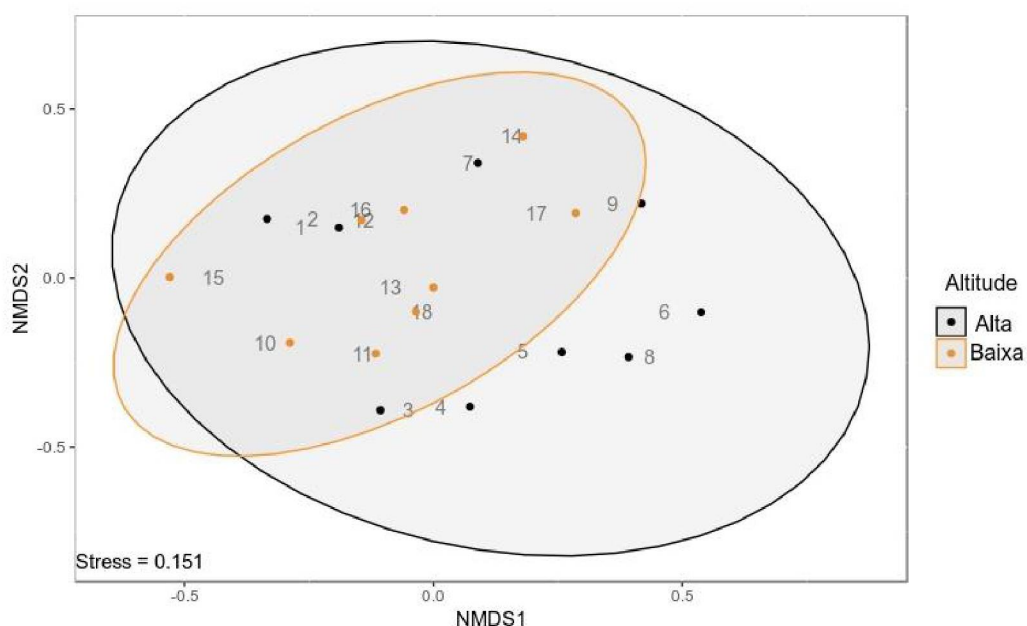


Figura 11. Gráfico de ordenação por escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) com os dados de composição do repertório (considerando os 1.507 tipos de sílabas) dos 18 indivíduos de *Turdus f. flavipes* amostrados nas altitudes alta (~900 m a.n.m; pontos pretos) e baixa (~30 m a.n.m.; pontos alaranjados) no litoral do Paraná.

3.2.4 Imitações

Ao analisar a composição das imitações realizadas pelos machos de *T. f. flavipes*, identificamos um total de 25 espécies de aves imitadas, sendo as mais frequentes *Forpus xanthopterygius* (imitada 31 vezes), *Stelgidopteryx ruficollis* (imitada 11 vezes) e *Camptostoma obsoletum* (imitada 12 vezes; Tabela 7; Figura 12). Com essa análise esperávamos encontrar espécies exclusivas de uma cota de altitude sendo imitada por machos gravados nessa mesma altitude. No entanto, não encontramos diferenças na composição de espécies imitadas entre indivíduos de *T. f. flavipes* amostrados em diferentes altitudes ($F = 0,8$; $gl = 1$; $R^2 = 0,04$; $P = 0,63$).

Tabela 7. Lista das espécies de aves imitadas por machos de *Turdus f. flavipes* em seis áreas no litoral do Paraná (MO: Morretes; MS: Mananciais da Serra; PEC: Parque Estadual de Campinhos; QB: Quatro Barras; SM: Reserva Natural Salto Morato e TAG: Tagaçaba). A taxa de emissão é a quantidade de vezes que determinada espécie foi imitada nos 10 min de gravação analisado por macho. Cota altimétrica é onde o indivíduo emissor foi amostrado (alta: ~900 m a.n.m; baixa: ~900 m a.n.m).

Espécie	Indivíduo emissor	Cota de altitude	Local	Taxa de emissão
<i>Streptoprocne zonaris</i>	12	Baixa	MO	0,1
	15	Baixa	TAG	0,1
	16	Baixa	SM	0,1
	5	Alta	MS	0,1
<i>Leucochloris albicollis</i>	7	Alta	PEC	0,1
<i>Aphantochroa cirrochloris</i>	15	Baixa	TAG	0,1
<i>Crotophaga ani</i>	16	Baixa	SM	0,1
<i>Colaptes campestris</i>	15	Baixa	TAG	0,1
<i>Forpus xanthopterygius</i>	13	Baixa	TAG	0,2
	15	Baixa	TAG	0,2
	14	Baixa	TAG	0,2
	11	Baixa	MO	0,4
	18	Baixa	SM	0,1
	8	Alta	PEC	0,9
	7	Alta	PEC	0,8
	2	Alta	QB	0,1
	4	Alta	MS	0,1
	5	Alta	MS	0,1
<i>Triclaria malachitacea</i>	13	Baixa	TAG	0,2
<i>Tachyphonus coronatus</i>	11	Baixa	MO	0,2
<i>Stelgidopteryx ruficollis</i>	15	Baixa	TAG	0,7
	13	Baixa	TAG	0,1
	3	Alta	QB	3
<i>Turdus subalaris</i>	3	Alta	QB	0,3
<i>Geothlypis aequinoctialis</i>	12	Baixa	MO	0,1

Tabela 7. Continuação.

Espécie	Indivíduo emissor	Cota de altitude	Local	Taxa de emissão
<i>Todirostrum poliocephalum</i>	15	Baixa	TAG	0,1
	16	Baixa	SM	0,1
	13	Baixa	TAG	0,1
	18	Baixa	SM	0,1
	7	Alta	PEC	0,1
<i>Pachyramphus castaneus</i>	7	Alta	PEC	0,1
<i>Cissopis leverianus</i>	6	Alta	MS	0,1
<i>Camptostoma obsoletum</i>	12	Baixa	MO	0,2
	11	Baixa	MO	0,1
	15	Baixa	TAG	0,1
	5	Alta	MS	0,6
	9	Alta	PEC	0,2
<i>Euphonia pectoralis</i>	2	Alta	QB	0,1
<i>Synallaxis cinerascens</i>	9	Alta	PEC	0,1
<i>Myiozetetes similis</i>	5	Alta	MS	0,4
	1	Alta	QB	0,1
	14	Baixa	TAG	0,1
	11	Baixa	MO	0,2
<i>Tyrannus melancholicus</i>	15	Baixa	TAG	0,1
<i>Empidonomus varius</i>	15	Baixa	TAG	0,1
	18	Baixa	SM	0,1
<i>Megarynchus pitangua</i>	11	Baixa	MO	0,1
<i>Basileuterus culicivorus</i>	15	Baixa	TAG	0,2
	6	Alta	MS	0,1
<i>Furnarius rufus</i>	5	Alta	MS	0,1
<i>Coereba flaveola</i>	15	Baixa	TAG	0,1
<i>Progne chalybea</i>	17	Baixa	SM	0,2

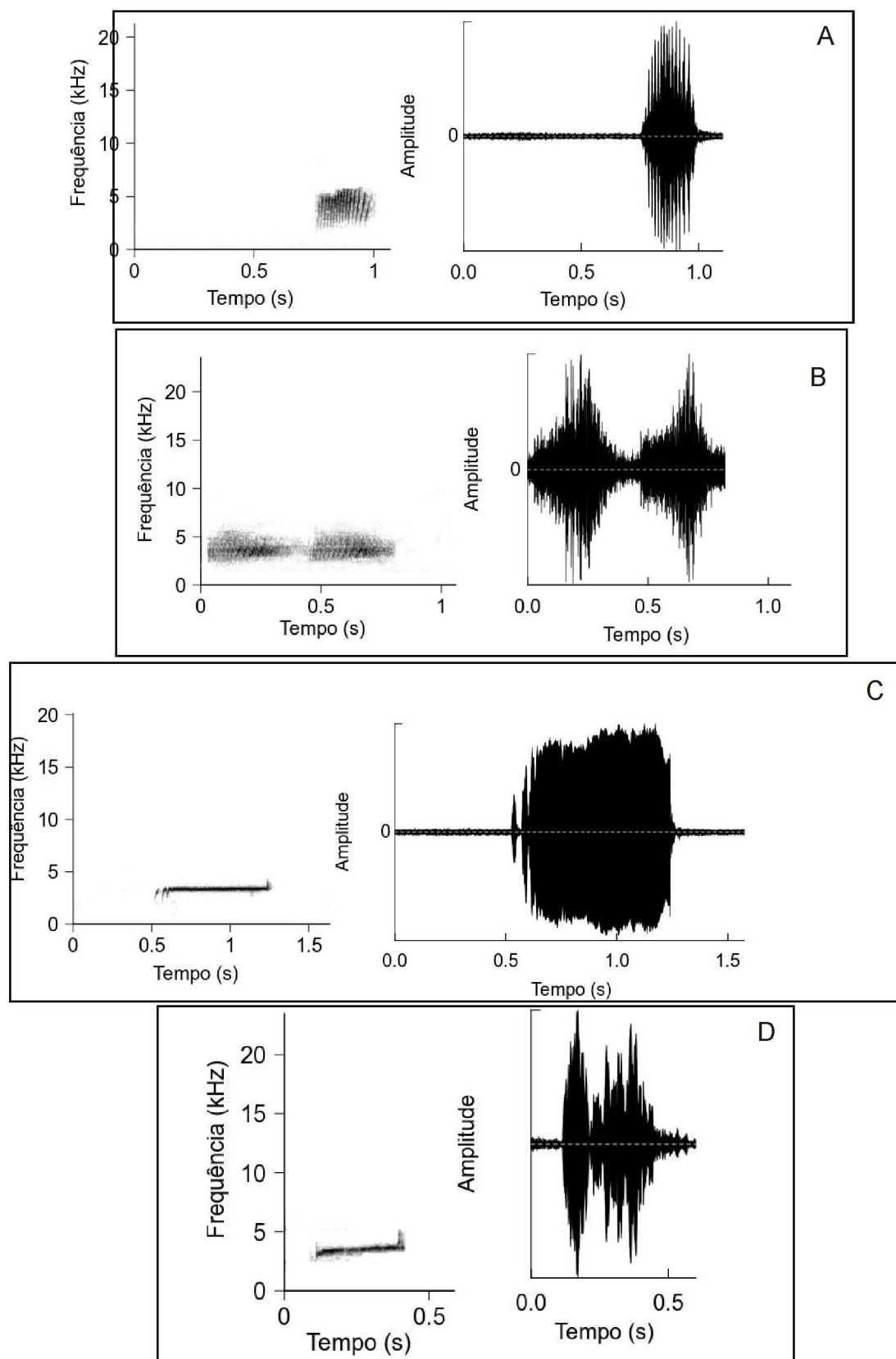


Figura 12. Exemplos de imitações realizadas pelos machos de *Turdus f. flavipes* na costa do Paraná. Partes dos chamados emitidos por *Stelgidopteryx ruficollis* (A) e *Camptostoma obsoletum* (C) (amostras extraídas da base de dados do <https://www.xeno-canto.org/>). (B) Sílabas emitida pelo indivíduo 3, semelhante a *S. ruficollis*. (D) Sílabas emitida pelo indivíduo 11, semelhante a *C. obsoletum*.

4 DISCUSSÃO

Turdus f. flavipes se revelou uma espécie com uma impressionante complexidade vocal. Em uma análise conservadora e logisticamente limitada, o repertório da espécie se mostrou extremamente amplo e composto por 1.507 sílabas, a maioria exclusiva entre indivíduos (84%) e raras na espécie como um todo (45,32%), além de realizar imitações de 25 espécies de aves. Ao cantar, o sabiá-una apresenta rápida mudança na frequência (variando de 1,5 a 12,58 kHz) e emite frases com duração média de 3,76 s, formadas por cerca de 11 sílabas e com tempo médio de silêncio entre as frases de 4,62 s. O chamado da espécie é simples, composto por uma única sílaba e bastante similar entre os machos de diferentes altitudes e localidades, porém aparentemente diferente entre os sexos. A fêmea emite uma sílaba com um padrão diferente e mais curto do que os machos. Nos 90 min de gravações obtidas em campo, foram necessárias muitas horas de esforço para classificar todas as sílabas (~1.872 h). Apesar deste grande esforço, o repertório analisado se revelou inferior ao potencial estimado para a espécie. As sílabas raras contribuíram para essa estimativa, influenciando a assíntota da curva de rarefação. Isso tudo demonstra o grau de complexidade e as limitações logísticas impostas para o estudo bioacústico mais aprofundado dessa espécie. Ao comparar o repertório vocal, vimos que não houve diferença na composição de espécies imitadas e dos parâmetros bioacústicos entre indivíduos de populações de diferentes altitudes. Sendo assim, nossa hipótese de que essas variáveis seriam distintas entre os indivíduos da altitude alta e baixa não foi corroborada. No entanto, quando essas comparações foram feitas entre as localidades, descobrimos diferenças significativas nos parâmetros das frases e das seis sílabas compartilhadas pela maioria dos indivíduos.

Nossos resultados confirmaram a complexidade do canto que já é conhecida para o gênero *Turdus*, evidenciando pela primeira vez que essa complexidade é extrema quando se trata de *T. f. flavipes*. Na tabela 8, comparamos o repertório com espécies em que a descrição vocal para espécies de Turdidae foi realizada utilizando metodologias semelhantes à nossa. Observamos que *T. f. flavipes* possui um repertório muito maior do que *T. assimilis* e *T. grayi* (Tabela 8). Dentre as espécies que ocorrem no Brasil (*T. rufiventris*, *T. amaurochalinus*, *T. leucomelas*, *T. albicollis*), infelizmente há apenas um estudo que descreve o repertório dessas espécies pela quantidade de notas ao invés de sílabas (SILVA, 2001; Tabela 8), impedindo comparações com nossos dados. Acreditamos que, se o estudo descrevesse o repertório pelo número de sílabas (que é definido como uma ou mais notas), este seria ainda mais baixo para estas espécies, aumentando a complexidade relativa de *T. f. flavipes* em relação aos seus congêneres no Brasil.

Espécies com repertório grande desafiam o registro completo de todos os elementos que emitem. A literatura mostra que em espécies com esta característica, tais como as da família Mimidae *Mimus polyglottos* e *Mimus gilvus* (DERRICKSON, 1987; PRICE & YUAN, 2011), da família Muscicapidae *Luscinia megarhynchos* (KIEFER *et al.*, 2006) e da família Acrocephalidae *Acrocephalus orinus* (SAMOTSKAYA *et al.*, 2016), esse desafio é comum e por isso o repertório é geralmente apenas estimado nos estudos. Além do repertório, a frequência máxima de *T. f. flavipes* também é maior do que o de seus congêneres (Tabela 8). Oblanca & Tubaro (2012) também encontraram essa diferença quando compararam os parâmetros de frequência entre espécies de *Turdus* da América do Sul. Os parâmetros das frases obtidos em nosso estudo só foram comparáveis com *T. grayi*, que possui frases com maior duração, mas compostas por menos sílabas do que *T. f. flavipes*. Esses resultados demonstram consistentemente o

quão diferente *T. f. flavipes* é de seus congêneres. De fato, estudos de filogenia mostram que essa espécie forma um único clado e é distante, principalmente, dos *Turdus* que ocorrem no Brasil (NÚÑEZ-ZAPATA *et al.*, 2016; NAGY, VÉGVÁRI & VARGA, 2019). Será de grande valia se estudos futuros vierem a abordar o comportamento vocal, hábitat e seleção sexual dentro do gênero para entender os processos que influenciam essas diferenças no canto da espécie em relação às demais do gênero.

Uma característica que parece ser comum entre os membros da família Turdidae é a grande exclusividade e consequente baixo compartilhamento do repertório entre os indivíduos (SILVA *et al.*, 2000; VARGAS-CASTRO, 2015, ORTIZ-RAMÍREZ *et al.*, 2015). Semelhante a *T. migratorius* e *T. grayi*, a maior parte do repertório de *T. f. flavipes* é composto por sílabas exclusivas e raras (Tabela 8). Nas espécies em que o nível de compartilhamento é baixo, a invenção e improvisação desempenham importante função no desenvolvimento vocal e interação social dos indivíduos (CATCHPOLE & SLATER, 2008). Além disso, a quantidade em que o canto é inventado (i.e., emissão de sons pelo indivíduo que são completamente diferentes daqueles emitidos por um ou mais tutores) ou improvisado (i.e., capacidade de criar sons baseado no que o indivíduo ouviu de um ou mais tutores) depende do mecanismo específico de aprendizado, de dispersão e do comportamento migratório da espécie (SLATER, 1989; LINOSSIER *et al.*, 2016). Para aves que possuem uma vizinhança instável, pode não ser possível ou vantajoso desenvolver um canto similar ao dos vizinhos e por isso a estratégia de aprendizagem deve contribuir para a produção de um repertório mais diversificado (KROODSMA, 1996). Estudos experimentais com *Cistothorus platensis* e duas subespécies de *Zonotrichia* (*Z. leucophrys nuttalli* e *Z. leucophrys oriantha*) demonstraram claramente como a migração e a estratégia de aprendizado podem estar associadas. Nesses estudos, a população migratória das

espécies, diferentemente da população residente, inventou mais elementos do canto ao invés de copiar o canto dos tutores (KROODSMA *et al.*, 1999; NELSON, MARLER & PALLERONI, 1995). *Ammodramus savannarum* é uma outra espécie que apresentou um canto altamente exclusivo, característica que pode estar relacionada com a dispersão realizada pela espécie ao longo do ano em busca de condições favoráveis nas pastagens onde habita (SOHA *et al.*, 2016). A exclusividade do canto registrada para *T. f. flavipes* no Paraná pode ser um indício de que exista um padrão de movimento que estejam afetando o nível de compartilhamento entre os indivíduos. Se essa característica estiver realmente associada com migração, haverá também pouco compartilhamento de repertório vocal entre os indivíduos mais próximos, assim como é mostrado para outras espécies (e.g. YOON *et al.*, 2013; HANDLEY & NELSON, 2005; KROODSMA *et al.*, 1999; EWERT & KROODSMA, 1994). Porém, em nossa análise de composição do repertório (Figura 11), é possível ver que o compartilhamento entre os indivíduos tem um padrão aleatório e não parece ter relação com a distância entre eles. Indivíduos mais próximos (~1 km), como o 2 e o 3, se mostraram mais similares entre si, de mesmo modo como indivíduos muito distantes como o 7 e o 14 (66 km). Sugerimos, portanto, que estudos posteriores possam confirmar se esse padrão aleatório no compartilhamento se mantém mesmo em indivíduos com menos de 1 km de distância e que tenham territórios adjacentes, algo que não foi incluído em nossa análise atual. Caso o padrão de compartilhamento continue aleatório, pesquisas também poderão buscar compreender as funções sociais do compartilhamento e o processo de aprendizado nessa espécie em temas como ecologia reprodutiva e seleção sexual.

Tabela 8. Repertório e parâmetros do canto descritos na literatura para as espécies do gênero *Turdus* com seus respectivos comportamentos migratórios (MP: Migrante parcial; R: Residente; M: Migratório). Dados não descritos ou com metodologia analítica não comparável com nosso estudo estão ausentes na tabela (-). As espécies que ocorrem no Brasil estão identificadas com um asterisco na primeira coluna.

Espécie	Repertório da espécie	Repertório individual	F _{min} e F _{max} (kHz)	Duração frase (s)	Nº de sílabas por frase	Intervalo entre as frases (s)	Sílabas exclusivas (%)	Nível de compartilhamento	Comportamento migratório	Referências
<i>*Turdus f. flavipes</i>	1.507 tipos de sílabas	104 ± 33 tipos de sílabas	1,51 - 12,58	3,76 ± 2,97	11,49 ± 8,28	4,62 ± 3,46	84%	Baixo	MP (?)	Dados deste estudo
<i>*Turdus f. flavipes</i>	-	-	1,62 ± 0,26 - 8,77 ± 1,58	-	-	-	-	-	MP (?)	Oblanca & Tubaro (2012)
<i>Turdus assimilis</i>	296 tipos de sílabas	8 a 25 tipos de sílabas	-	-	-	-	-	Baixo (cerca de 2%)	R	Cohen & Lindell (2004); Leck, (1972); Vargas-Castro, (2015)
<i>Turdus migratorius</i>	-	-	-	-	-	-	75 a 82%	Baixo entre localidades	MP	Brown & Miller, (2016); Johnson, (2006)
<i>Turdus grayi</i>	91 tipos de sílabas	10 a 17 tipos de sílabas	1,10 - 5,40	4,07	7	3,94	72%	25 ± 16%	R	Leck, (1972); Vargas-Castro <i>et al.</i> , (2012)
<i>Turdus iliacus</i>	-	-	1,6 - 7,0	-	-	-	-	alto	M	Bjerke & Bjerke, (1981)

<i>Turdus merula</i>	-	-	-	2	-	3	-	-	MP	Dabelsteen, (1984); Rasmussen & Dabelsteen, (2002)
<i>Turdus rufopalliatus</i>	-	-	1 a 7	-	-	-	-	-	-	Grabowski, (1979)
<i>*Turdus rufiventris</i>	592 tipos de notas	1 - 36 tipos de notas	1,77 ± 0,12 a 2,71 ± 0,17	-	-	-	-	apenas 24% foi compartilhada	R	Silva <i>et al.</i> , (2000); Silva, (2001)
<i>*Turdus amaurochalinus</i>	-	40,3 ± 18 tipos notas	1,95 ± 0,05 a 3,41 ± 0,25	-	-	-	-	-	MP	Silva (2001); Somenzari <i>et al.</i> , (2018)
<i>*Turdus leucomelas</i>	-	30,3 ± 2,9 tipos de notas	1,69 ± 0,12 a 2,83 ± 0,10	-	3 a 4 notas por frase	3	-	-	-	Silva, (2001); Mendes <i>et al.</i> , (2017)
<i>*Turdus albicollis</i>	-	16,3 ± 3 tipos de notas	1,61 ± 0,025 - 2,30 ± 0,18	-	-	-	-	-	-	Silva, (2001)

Aparentemente, o processo de aprendizagem por imitação de seus conspecíficos não parece ser tão importante no desenvolvimento vocal de *T. f. flavipes*. Em aves em que o canto é aprendido principalmente por imitação de seus tutores, a formação de dialetos e variação geográfica do canto é uma consequência comum (BJERKE & BJERKE, 1981; PODOS & WARREN, 2007), mas quando a espécie improvisa ou inventa e possui alta taxa de movimentação (dispersão e migração), a formação de dialetos e variação geográfica são mais difíceis de ocorrer (NELSON, 1999; LINOSSIER *et al.*, 2016). É possível que esse seja o caso em *T. f. flavipes*, uma espécie que não apresentou variação no canto entre as altitudes devido à grande exclusividade de sílabas nos repertórios individuais. Muitos estudos apontam que populações migratórias e residentes possuem diferenças em seu canto (NELSON, MARLER & MORTON, 1996; NELSON, 1999; CROUCH & MASON-GAMER, 2018). Assim, para aprofundarmos nosso conhecimento sobre o padrão que vimos aqui, é necessário comparar o repertório vocal, o nível de compartilhamento e a existência de movimentação (i.e, residente ou migratória) mediante a análise de comportamento migratório em nível individual em cada população de *T. f. flavipes*. Nelson, Marler & Morton (1996) compararam o processo de aprendizagem em três subespécies de *Zonotrichia leucophrys* e constataram que os machos das espécies migratórias *Z. l. pugetensis* e *Z. l. oriantha* produziram mais tipos de sons durante o estágio de ensaio no desenvolvimento do canto do que a subespécie residente *Z. l. muttalli*. Além disso, as subespécies migratórias improvisaram mais o canto do que *Z. l. muttalli*. Apesar dessas diferenças, os autores também viram que essas subespécies formavam dialetos, pois os machos ainda tendiam a corresponder seus cantos com o dos tutores. Já uma outra subespécie migratória estudada posteriormente por Nelson (1999), *Z. l. gambelii*, improvisaram seu canto a partir do que foi ouvido e memorizado dos tutores, não

apresentando dialetos e, portanto, com um baixo nível de correspondência com seus tutores. Muitos autores atribuem a diferença do som entre migrantes e residentes em relação à complexidade do canto (i.e, tamanho de repertório, banda de frequência, índice espectral, entropia espectral, etc.). Crouch & Mason-Gamer (2018), por exemplo comparam o canto e comportamento migratório de 367 espécies de aves ao redor do mundo e viram que em espécies migratórias a banda de frequência é maior, ou seja, essas espécies possuem um amplo alcance entre a frequência máxima e mínima. Já Read & Weary (1992) observaram que aves migratórias possuem um canto mais complexo do que seus congêneres por terem um repertório maior. A explicação para a qual aves migratórias teriam um canto mais complexo tem a ver com a seleção sexual ser mais intensa neles do que em não migrantes (CATCHPOLE, 1982); a pressão para encontrar um parceiro é maior em populações migratórias devido à sua estação reprodutiva ser geralmente mais curta do que em espécies residentes (COLLINS *et al.*, 2008). Outra questão também é porque a escolha da fêmea estaria associada a machos com repertório maior, frequentemente usado como um indicativo de melhor qualidade e, portanto, uma medida indireta da sua boa capacidade migratória e, conseqüentemente, de sua maior probabilidade em produzir proles mais competentes (NAJAR & BENEDICT, 2018). Apesar dessas ideias e de alguns estudos mostrarem uma relação positiva da complexidade do canto com a migração, Najar & Benedict, (2018) discutem o quanto são necessárias mais pesquisas que melhor demonstrem esses padrões devido à inexistência de um consenso na literatura.

Existem muitas ideias contrárias (KALUTHOTA *et al.*, 2016) sobre o exato efeito da migração no canto. Existem oito estudos que encontram suporte para a associação do aumento da complexidade vocal das aves com a migração, outros quatro relatam o efeito contrário - complexidade do canto diminui com a migração - e ainda seis estudos

nos quais os autores não encontraram nenhuma relação entre estas variáveis (NAJAR & BENEDICT, 2018). No entanto, é fato que o comportamento migratório pode influenciar o repertório, como visto em subespécies de *Zonotrichia leucophrys*, mas a complexidade do canto da espécie (embora isso ainda não seja consenso) também possa refletir em variações do canto entre localidades. Sendo *T. f. flavipes* potencialmente um migrante altitudinal parcial, é uma espécie que pode apresentar grandes variações vocais devido à variação intrapopulacional de seu comportamento migratório. Em relação a estudos que tratam do comportamento vocal e migração em Turdidae, tomamos conhecimento de apenas dois trabalhos. No estudo de Bjerke & Bjerke (1981) com *Turdus iliacus*, a espécie apresentou um alto nível de compartilhamento do canto em uma mesma localidade, formando dialetos. Os autores sugerem que o dialeto pode ter surgido a partir da fidelidade ao sítio natal, mas um estudo mais detalhado sobre o padrão migratório da espécie seria necessário para confirmar esse comportamento. Essa explicação da formação de dialetos entre *T. iliacus* oferecida por Bjerke & Bjerke (1981) é coerente com a razão dada por Kroodsma & Verner (1978) do porquê as populações migratórias compartilhariam menos parâmetros vocais: Espécies em que há uma maior proporção de indivíduos migratórios em cada população encontram-se em um cenário no qual os indivíduos frequentemente possuem uma vizinhança mais instável, não sendo é vantajoso imitar seus conspecíficos, mas produzir um repertório grande, com uma variedade maior (KROODSMA & VERNER, 1978). A instabilidade da vizinhança também se aplica como fator responsável na variação do repertório em outras espécies com repertório grande, como *Luscinia megarhynchos* (HUGHES, HULTSCH & TODT, 2002). Se em *T. iliacus* a migração forma dialetos, em *T. migratorius* a migração parece influenciar de outra forma (JOHNSON, 2006). Nessa segunda espécie, foi observado um canto bastante improvisado e sem formação de dialetos ou variação geográfica. Isso

demonstra que não há um padrão único de como o canto das aves pode ser influenciado pela migração e pelo processo de aprendizagem. No caso de *T. f. flavipes*, todas as características que registramos em seu canto, como o repertório grande com muitas sílabas exclusivas e raras, baixo nível de compartilhamento vocal entre indivíduos, a frequência máxima maior do que seus congêneres e a falta de distinção vocal entre as altitudes, podem estar associadas ao comportamento migratório altitudinal, assim como é visto em outras espécies migratórias apresentadas aqui. Inclusive, além do deslocamento altitudinal, *T. f. flavipes* pode ser um migrante longitudinal. Há registros de que a espécie migrava entre o Brasil e a Argentina (ARETA & BODRATI, 2010) e isso poderia explicar o fato de os indivíduos do Parque Estadual de Campinhos (PEC) cantarem de maneira diferente das demais localidades amostradas nesse estudo, pois é uma área localizada mais ao interior do estado do Paraná. Portanto, é interessante que estudos futuros amostram áreas mais ao oeste da Serra do Mar, buscando cenários e contextos distintos que possam permitir uma melhor compreensão dos fatores associados às variações de repertório vocal da espécie.

A partir dos nossos resultados é possível concluir que não há segregação vocal dos indivíduos de *T. f. flavipes* entre as diferentes cotas de altitude (alta e baixa), embora existam evidências de migração altitudinal para essa espécie. De fato, encontrar algum padrão dentro de espécies com repertório grande é difícil (CATCHPOLE & SLATER, 2008), motivo provável para ainda existirem poucos estudos sobre variação geográfica em espécies com forte improvisação/invenção do canto. Nessas espécies, não sabemos como a estratégia de aprendizagem e as pressões ecológicas impostas no desenvolvimento do canto podem interagir (PODOS & WARREN, 2007). Certamente, nossos resultados contribuíram para mostrar como o canto de uma espécie com repertório grande se distribui espacialmente, ainda que não saibamos claramente quais

são as pressões impostas sobre o desenvolvimento vocal de *T. f. flavipes*. Esperamos que as informações que obtivemos dessa espécie baseiem outros estudos sobre as pressões seletivas que envolvem o desenvolvimento de um canto complexo e sobre eventuais estruturas espaciais que possam se revelar na espécie em estudos realizados em escalas espaciais maiores. Além disso, existe a necessidade de estudos que ampliem nosso conhecimento sobre a seleção sexual e comunicação intra/interespecífica dentro do gênero. Outro aspecto interessante dos nossos resultados é que a grande exclusividade no repertório dos indivíduos de *T. f. flavipes* poderá ser usada futuramente para a identificação individual (MARLER & SLABBEKOORN, 2004), permitindo interessantes monitoramentos temporais sobre o repertório dos indivíduos e estudos sobre seleção sexual baseados nas diferenças de repertório entre indivíduos pareados e não pareados, e sobre a interação social entre machos, além de permitir melhor compreensão do processo de aprendizagem vocal na espécie.

REFERÊNCIAS

Alves, M.A.S. (2007). Sistemas de migrações de aves em ambientes terrestres no Brasil: exemplos, lacunas e propostas para o avanço do conhecimento. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 15(2), 231-238.

Anderson, M. J. (2001). Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 58, 626-639. <https://doi.org/10.1139/f01-004>.

Audacity Team (2019). Audacity(R): Free Audio Editor and Recorder [Computer application]. Version 2.3.1 retrieved March 20th 2019 from <https://audacityteam.org/> [1].

Araya-Salas, M.; Smith-Vidaurre, G. & Webster, M. (2017). Assessing the effect of sound file compression and background noise on measures of acoustic signal structure. *Bioacoustics*, 1-17. <https://doi.org/10.1080/09524622.2017.1396498>.

Araya-Salas, M. (2017). Raven: connecting R and Raven bioacoustic software. R package version. 1.0.2. https://marcelo.github.io/2017/11/30/Raven_Connecting_R_and_Raven_Sound_Analysis_Software.html Acessado em 14 Fevereiro 2018.

Araya-Salas M; Wright T. (2013). Open-ended song learning in a hummingbird. *Biol Lett*, 9. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2013.0625>.

Areta, J. I.; Bodrati, A. (2010). Un sistema migratorio longitudinal dentro de la Selva Atlántica: movimientos estacionales y taxonomía del Tangará Cabeza Celeste (*Euphonia cyanocephala*) en misiones (Argentina) y Paraguay. *Ornitologia Neotropical*, 21, 71-86.

Areta, J. I. (2012). Winter songs reveal geographic origin of three migratory seedeaters (*Sporophila spp.*) in southern Neotropical grasslands. *The Wilson Journal of Ornithology*, 124(4), 688-697. <https://doi.org/10.1676/1559-4491-124.4.688>.

Barçante, L., M.; Vale, M.; Alves, M. A. S. (2017). Altitudinal migration by birds: a review of the literature and a comprehensive list of species. *Journal of Field Ornithology*, 88(4), 321-335. <https://doi.org/10.1111/jof.12234>.

Beecher, M. D.; Brenowitz, E. A. (2005). Functional aspects of song learning in songbirds. *Trends in ecology & evolution*, 20, 143-149. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.01.004>.

Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2009). *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. Porto Alegre: Artmed.

Bioacoustics Research Program. (2014). Raven Pro: Interactive Sound Analysis Software (Version 1.5) [Computer software]. Ithaca, NY: The Cornell Lab of Ornithology. Available from <http://www.birds.cornell.edu/raven>.

- Bjerke, T. K.; Bjerke, T. H. (1981). Song dialects in the Redwing *Turdus iliacus*. *Ornis Scandinavica*, 12, 40-50. <https://www.jstor.org/stable/3675903>.
- Briefer, E.; Osiejuk, T. S.; Ryabak, F.; Aubin, T. (2010). Are bird song complexity and song sharing shaped by habitat structure? An information theory and statistical approach. *J. Theor. Biol.*, 262, 151–164. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2009.09.020>.
- Brown, D.; Miller, G. (2016). Band recoveries reveal alternative migration strategies in American Robins. *Animal Migration*, 3, 35-47. <https://doi.org/10.1515/ami-2006-0004>.
- Buuren, S. V; Groothuis-Oudshoorn, K. (2010). mice: Multivariate imputation by chained equations in R. *Journal of statistical software*, 1-68. <https://10.18637/jss.v045.i03>.
- Byers B.E.; Kroodsma, D.E. (2016). Avian Vocal Behavior. In: Irby, L.J; Fitzpatrick, J.W. (Eds.), *Handbook of bird biology*. Princeton University Press.
- Castro, E. R.; Côrtes, M. C.; Navarro, L.; Galetti, M.; Morellato, L. P. C. (2012). Temporal variation in the abundance of two species of thrushes in relation to fruiting phenology in the Atlantic rainforest. *Emu-Austral Ornithology*, 112(2), 137-148. <https://doi.org/10.1071/MU11023>.
- Catchpole, C. K. (1982). The evolution of bird sounds in relation to mating and spacing behavior. In: Kroodsma, D.; Miller, E. H. (Eds.), *Acoustic Communication in Birds*. NY:Academic Press.
- Catchpole, C., & Slater, P. (2008). *Bird song: Biological themes and variations* (2nd ed.).Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.
- Charif, R. A.; Waack, A. M.; Strickman, L. M. (2010). Raven Pro 1.4 user's manual. Cornell Lab of Ornithology, Ithaca, NY, v. 25506974. <http://www.birds.cornell.edu/brp/raven/raven14usersmanual.pdf> Acessado em 09 Dezembro de 2017.
- Chao, A. *et al.* (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45-67.<https://doi.org/10.1890/13-0133.1>.
- Chesser, R. T. (1994). Migration in South America: an overview of the austral system. *Bird Conservation International*, 4, 91-107. <https://doi.org/10.1017/S0959270900002690>.
- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian journal of ecology*, 18, 117-143.
- Cohen, E. B.; Lindell, C. A. (2004). Survival, habitat use, and movements of fledgling White-throated Robins (*Turdus assimilis*) in a Costa Rican agricultural landscape. *The Auk*, 121(2), 404-414. [https://doi.org/10.1642/0004-8038\(2004\)121\[0404:SHUAMO\]2](https://doi.org/10.1642/0004-8038(2004)121[0404:SHUAMO]2).

0.CO;2.

Collins, S. A.; Kort, S.R; Pérez-Tris, J.; Tellería, J. L. (2008). Migration strategy and divergent sexual selection on bird song. *Proceedings of the Royal Society*, 276, 585-590. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1011>.

Crouch, N. M. A; Mason-Gamer, R. J. (2018). Identifying ecological drivers of interspecific variation in song complexity in songbirds (Passeriformes, Passeri). *Journal of Avian Biology*. <https://doi.org/10.1111/jav.02020>.

Dabelsteen, T. (1984). An analysis of the full song of the blackbird *Turdus merula* with respect to message coding and adaptations for acoustic communication. *Ornis Scandinavica*, 15, 227-239.

Derrickson, K. C. (1987). Yearly and situational changes in the estimate of repertoire size in Northern Mockingbirds (*Mimus polyglottos*). *The Auk* 104, 198-207. <https://doi.org/10.1093/auk/104.2.198>.

Diniz, P., da Silva, E. F., Webster, M. S., & Macedo, R. H. (2018). Duetting behavior in a Neotropical ovenbird: sexual and seasonal variation and adaptive signaling functions. *Journal of Avian Biology*, 49(4), 1-12. <https://doi.org/10.1111/jav.01637>.

Ewert, D. N.; Kroodsma, D. E. (1994). Song sharing and repertoires among migratory and resident Rufous-sided Towhees. *The Condor*, 96(1), 190-196. <https://doi.org/10.2307/1369076>.

Faaborg, J.; et al. (2010). Recent advances in understanding migration systems of New World land birds. *Ecological monographs*, 80(1), 3-48.

Guaraldo, A. C.; Kelly, J. F.; Marini, M. Â. (2016). Contrasting annual cycles of an intratropical migrant and a tropical resident bird. *Journal of Ornithology*, 157(3), 695-705.

Grabowski, G. L. (1979). Vocalizations of the rufous-backed thrush (*Turdus rufopalliatus*) in Guerrero, Mexico. *The Condor* 81, 409-416. <https://www.jstor.org/stable/1366969>.

Hamao, S.; Watanabe, M.; Mori, Y. (2011). Urban noise and male density affect songs in the Great Tit *Parus major*. *Ethology Ecology & Evolution*, 23, 111-119. <https://doi.org/10.1080/03949370.2011.554881>.

Handley, H. G.; Nelson, D. A. (2005). Ecological and phylogenetic effects on song sharing in songbirds. *Ethology*, 111, 221-238. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2004.01043.x>.

Hardy, J. W.; Parker, T. A. (1997). The nature and probable function of vocal copying in Lawrence's thrush, *Turdus lawrencii*. In: Parker, J. V.; Remsen, Jr. (Eds.). *Studies in Neotropical Ornithology Honoring*. Washington: American Ornithologists' Union.

Hedley, R. W. (2016). Composition and sequential organization of song repertoires in

Cassin's Vireo (*Vireo cassinii*). Journal of Ornithology, 157, 13-22. <https://doi.org/10.1007/s10336-015-1238-x>.

Hedley, R. W.; Logue, D. M.; Benedict, L.; Mennill, D. J. (2018). Assessing the similarity of song-type transitions among birds: evidence for interspecies variation. Animal Behaviour, 140, 161-170. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2018.04.008>.

Hsieh, T. C.; Ma, K. H.; Chao, A. (2016). iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). Methods in Ecology and Evolution, 7, 1451-1456. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>.

Hsiung, A. C., Boyle, W. A., Cooper, R. J.; Chandler, R. B. (2018). Altitudinal migration: ecological drivers, knowledge gaps, and conservation implications. Biological Reviews, 93(4), 2049-2070. <https://doi.org/10.1111/brv.12435>.

Hughes, M.; Hultsch, H.; Todt, D. (2002). Imitation and invention in song learning in nightingales (*Luscinia megarhynchos* B., Turdidae). Ethology, 108(2), 97-113. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0310.2002.00720.x>.

Jackson, D. A. (1993). Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. Ecology, 74, 2204-2214. <https://doi.org/10.2307/1939574>.

Jahn, A.E.; Levey, D.J.; Smith, K. G. (2004). Reflections across hemispheres: A system-wide approach to New World bird migration. The Auk, 121, 1005-1013.

Jahn, A. E.; Levey, D. J.; Johnson, J. E.; Mamani, A. M.; Davis, S. E. (2006). Towards a mechanistic interpretation of bird migration in South America. Hornero, 21(2), 99-108.

Johnson, S. L. (2006). Do American Robins acquire songs by both imitating and inventing?. The Wilson Journal of Ornithology, 118, 341-353. <https://doi.org/10.1676/05-048.1>.

Kaluthota, C.; Brinkman, B. E.; Santos, E. B.; Rendall, D. (2016). Transcontinental latitudinal variation in song performance and complexity in house wrens (*Troglodytes aedon*). Proceedings of the Royal Society, 283. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.2765>.

Kiefer, S., Spiess, A.; Kipper, S.; Mundry, R. (2006). First-year common nightingales (*Luscinia megarhynchos*) have smaller song-type repertoire sizes than older males. Ethology, 112, 1217-1224. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.2006.01283.x>.

Kroodsma D. E. (1996). Ecology of passerine song development. In: Kroodsma, D. E. & Miller, E. H. (Eds.), Ecology and evolution of acoustic communication in birds. Ithaca: Cornell University Press, p. 3-19.

Kroodsma, D. E. (1999). Making ecological sense of song development in songbirds. In: Hauser, M. D. & Konishi, M. (Eds.), The Design of Animal Communication. Massachusetts: MIT Press, p. 319-342.

- Kroodsma, D. E.; Liu, W.; Goodwin, E.; Bedell, P. A. (1999). The ecology of song improvisation as illustrated by North American Sedge Wrens. *The Auk*, 116, 373-386. <https://doi.org/10.2307/4089372>.
- Kroodsma, D. E.; Verner, J. (1978). Complex singing behaviors among *Cistothorus* wrens. *The Auk* 95, 703-716. <https://doi.org/10.1093/auk/95.4.703>.
- Leck, C. F. (1972). The impact of some North American migrants at fruiting trees in Panama. *The Auk*, 89(4), 842-850.
- Linossier, J.; Zsebők, S.; Baudry, E.; Aubin, T.; Courvoisier, H. (2016). Acoustic but no genetic divergence in migratory and sedentary populations of blackcaps, *Sylvia atricapilla*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 119, 68-79. <https://doi.org/10.1111/bij.12799>.
- Lynch, Alejandro. (1996). The population memetics of birdsong. In: Miller, E. H.; Kroodsma, D. (Eds.), *Ecology and evolution of acoustic* (pp.181-197). NY: Comstock Publishing Associates.
- Maack, R. (2012). *Geografia física do Estado do Paraná*. Ponta Grossa, PR:UEPG
- Mair, P.; Borg, I; Rusch, T. (2016). Goodness-of-fit assessment in multidimensional scaling and unfolding. *Multivariate behavioral research* 51, 772-789. <http://dx.doi.org/10.1080/00273171.2016.1235966>.
- Marler, P. Innateness and the instinct to learn. (2004). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 76, 189-200. <http://dx.doi.org/10.1590/S0001-37652004000200002>.
- Marler, P.; Slabbekoorn, H. (2004). *Nature's music: the science of birdsong*. USA: Elsevier.
- Mallet-Rodrigues, F.; Noronha, M. L. M. (2003). Variação na taxa de captura de passeriformes em um trecho de mata atlântica de encosta, no sudeste do Brasil. *Ararajuba*, 11(1), 111-118.
- Marques, O. A.; Martins, M.; Develey, P. F.; Macarrão, A; Sazima, I. (2012). The golden lancehead *Bothrops insularis* (Serpentes: Viperidae) relies on two seasonally plentiful bird species visiting its island habitat. *Journal of Natural History*, 46(13-14), 885-895. <https://doi.org/10.1080/00222933.2011.654278>.
- Mennill D.J.; Vehrencamp, S.L. (2005). Sex differences in singing and duetting behavior of Neotropical rufous-and-white wrens *Thryothorus rufalbus*. *Auk*, 122, 175–186.
- Nagy, J.; Végvári, Z.; Varga, Z. (2019). Phylogeny, migration and life history: filling the gaps in the origin and biogeography of the *Turdus* thrushes. *Journal of Ornithology*, 1-15. <https://doi.org/10.1007/s10336-019-01632-3>.

- Najar, N.; Benedict, L. (2018). The relationship between latitude, migration and the evolution of bird song complexity. *Ibis*, 161, 1-12. <https://doi.org/10.1111/ibi.12648>.
- Nelson, D. A. (1999). Ecological influences on vocal development in the white-crowned sparrow. *Animal Behaviour*, 58(1), 21-36. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1118>.
- Nelson, D. A., Marler, P.; Palleroni, A. (1995). A comparative approach to vocal learning: intraspecific variation in the learning process. *Animal Behaviour*, 50, 83-97. <https://doi.org/10.1006/anbe.1995.0223>.
- Nelson, D. A.; Marler, P.; MORTON, M. L. (1996). Overproduction in song development: an evolutionary correlate with migration. *Animal Behaviour*, 51(5), 1127-1140. <https://doi.org/10.1006/anbe.1996.0114>.
- Newton, I. (2010). The migration ecology of birds. Cambridgeshire, UK: Elsevier.
- Nowicki, S.; Peters, S.; Podos, J. (1998). Song learning, early nutrition and sexual selection in songbirds. *American Zoologist*, 38(1), 179-190. <https://doi.org/10.1093/icb/38.1.179>.
- Núñez-Zapata, J.; Peterson, A. T.; Navarro-Sigüenza, A. G. (2016). Pleistocene diversification and speciation of White-throated Thrush (*Turdus assimilis*; Aves: Turdidae). *Journal of ornithology* 157, 1073-1085. <https://doi.org/10.1007/s10336-016-1350-6>.
- Norbu, N.; Wikelski, M. C.; Wilcove, D. S.; Partecke, J.; Tenzin, U.; Tempa, T. (2013). Partial altitudinal migration of a Himalayan forest pheasant. *PloS one*, 8(4). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0060979>
- Oblanca, P. D. L.; Tubaro, P. L. (2012). Song analysis of the South American thrushes (*Turdus*) in relation to their body mass in a phylogenetic context. *Ornitologia Neotropical*, 23, 349-365.
- Ortiz-Ramírez, M. F.; Andersen, M. J.; Zaldívar-Riverón, A.; Ornelas, J. F.; Navarro-Sigüenza, A. G. (2016). Geographic isolation drives divergence of uncorrelated genetic and song variation in the Ruddy-capped Nightingale-Thrush (*Catharus frantzii*; Aves: Turdidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 94, 74-86. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.08.017>.
- Oliveira, P. R. R.; Neto, M. N.; Christianini, A. V.; Francisco, M. R. (2014). On the nest, eggs, and hatchlings of the yellow-legged thrush *Turdus flavipes flavipes* in Brazilian atlantic forest. *Revista Brasileira de Ornitologia*, 22, 53–56.
- Oksanen, J.; *et al.* (2018). Vegan: Community Ecology Package. R package version 2.5 <https://CRAN.R-project.org/package=vegan> Acessado em 17 Outubro 2018.
- Penone, C., Davidson, A.D., Shoemaker, K.T., DiMarco, M., Rondinini, C., Brooks, T.M., Young, B.E., Graham, C.H., Costa, G.C. (2014). Imputation of missing data in lifehistory trait datasets: which approach performs best? *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 961–970. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12232>.

Podos, J.; Warren, P. S. (2007). The evolution of geographic variation in birdsong. *Advances in the Study of Behavior*, 37, 403-458. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(07\)37009-5](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(07)37009-5).

Powell, G. V.; Bjork, R. D. (2004). Habitat linkages and the conservation of tropical biodiversity as indicated by seasonal migrations of three-wattled bellbirds. *Conservation Biology*, 18(2), 500-509. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00044.x>.

Price, J. J.; Yuan, D. H. (2011). Song-type sharing and matching in a bird with very large song repertoires, the tropical mockingbird. *Behaviour*, 673-689. <http://www.jstor.org/stable/23034264>.

R Core Team. (2018). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

Rasmussen, R.; Dabelsteen, T. (2002). Song repertoires and repertoire sharing in a local group of blackbirds. *Bioacoustics*, 13(1), 63-76. <https://doi.org/10.1080/09524622.2002.9753486>.

Read, A. F.; Weary, D. M. (1992). The evolution of bird song: comparative analyses. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 338, 165-187. <https://doi.org/10.1098/rstb.1992.0137>.

Rutz, C.; Troschianko, J. (2013). Programmable, miniature video-loggers for deployment on wild birds and other wildlife. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(2), 114-122. <https://doi.org/10.1111/2041-210x.12003>.

Salewski, V.; Bruderer, B. (2007). The evolution of bird migration—a synthesis. *Naturwissenschaften*, 94(4), 268-279.

Samotskaya, V. V.; Opaev, A. S.; Ivanitskii, V. V.; Marova, I. M.; Kvartalnov, P. V. (2016). Syntax of complex bird song in the large-billed reed warbler (*Acrocephalus orinus*). *Bioacoustics* 25, 127-143. <https://doi.org/10.1080/09524622.2015.1130648>.

Searcy, W. A.; Nowicki, S. (2005). The evolution of animal communication: reliability and deception in signaling systems. Princeton University Press.

Sick, H. (2001). *Ornitologia brasileira*. Rio de Janeiro: Nova Fronteira.

Silva, M. L. (2001). Estrutura e organização de sinais de comunicação complexos: o caso do Sabiá-laranjeira *Turdus rufiventris* (Aves, Passeriformes, Turdinae) (Tese de Doutorado). São Paulo: Universidade de São Paulo.

Silva, M. L.; Piqueira, J. R., C.; Vieliard, J. M. E. (2000). Using Shannon entropy on measuring the individual variability in the rufous-bellied thrush *Turdus rufiventris* vocal communication. *Journal of theoretical biology*, 207, 57-64. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2000.2155>.

Slater, P. J. B. (1989). Bird song learning: causes and consequences. *Ethology, Ecology and Evolution* 1, 19–46. <https://doi.org/10.1080/08927014.1989.9525529>.

Soha, J. A.; Poesel, A.; Nelson, D. A.; Lohr, B. (2016). Non-Salient Geographic Variation in Birdsong in a Species That Learns by Improvisation. *Ethology*, 122(4), 343-353. <https://doi.org/10.1111/eth.12474>.

Soma, M., & Garamszegi, L. Z. (2011). Rethinking birdsong evolution: meta-analysis of the relationship between song complexity and reproductive success. *Behavioral Ecology*, 22(2), 363-371. <https://doi.org/10.1093/beheco/arq219>.

Somenzari, M.; et al. (2018). An overview of migratory birds in Brazil. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 58. <http://dx.doi.org/10.11606/1807-0205/2018.58.03>.

Sueur, J., Aubin, T. & Simonis, C. (2008). Equipment review: seewave, a free modular tool for sound analysis and synthesis. *Bioacoustics*, 18, 213–226. <https://doi.org/10.1080/09524622.2008.9753600>.

Vanhoni, F.; Mendonça, F. (2008). O clima do litoral do estado do Paraná. *Revista brasileira de climatologia*, 3, 1-15. <http://dx.doi.org/10.5380/abclima.v3i0.25423>.

Vargas-Castro, L. E. (2015). Spatial pattern of syllable sharing in white-throated thrushes: implications for song learning and dispersal behaviours. *Behaviour*, 152, 775-795. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003253>.

Voelker, G.; Rohwer, S.; Bowie, R. C.; Outlaw, D. C. (2007). Molecular systematics of a speciose, cosmopolitan songbird genus: defining the limits of, and relationships among, the *Turdus* thrushes. *Molecular phylogenetics and evolution*, 42(2), 422-434. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.07.016>.

Vogel, H. F. (2012). Thrushes: Reasons for their use in studies of animal ecology. *SaBios-Revista de Saúde e Biologia*, 7, 66-69.

Webster, P. J., Holland, G. J., Curry, J. A.; Chang, H. R. (2005). Changes in tropical cyclone number, duration, and intensity in a warming environment. *Science*, 309(5742), 1844-1846. <https://doi.org/10.1126/science.1116448>.

Yoon, J.; Sillett, T. S.; Morrison, S. A.; Ghalambor, C. K. (2013). Male's return rate, rather than territory fidelity and breeding dispersal, explains geographic variation in song sharing in two populations of an oscine passerine (*Oreothlypis celata*). *Behavioral ecology and sociobiology*, 67(10), 1691-1697.

Zollinger, S. A.; Podos, J.; Nemeth, E.; Goller, F.; Brumm, H. (2012). On the relationship between, and measurement of, amplitude and frequency in birdsong. *Animal Behaviour*, 84(4). <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.04.026>.

APÊNDICE - SONOGRAMAS DOS CHAMADOS E DAS SÍLABAS DE *Turdus f. flavipes*

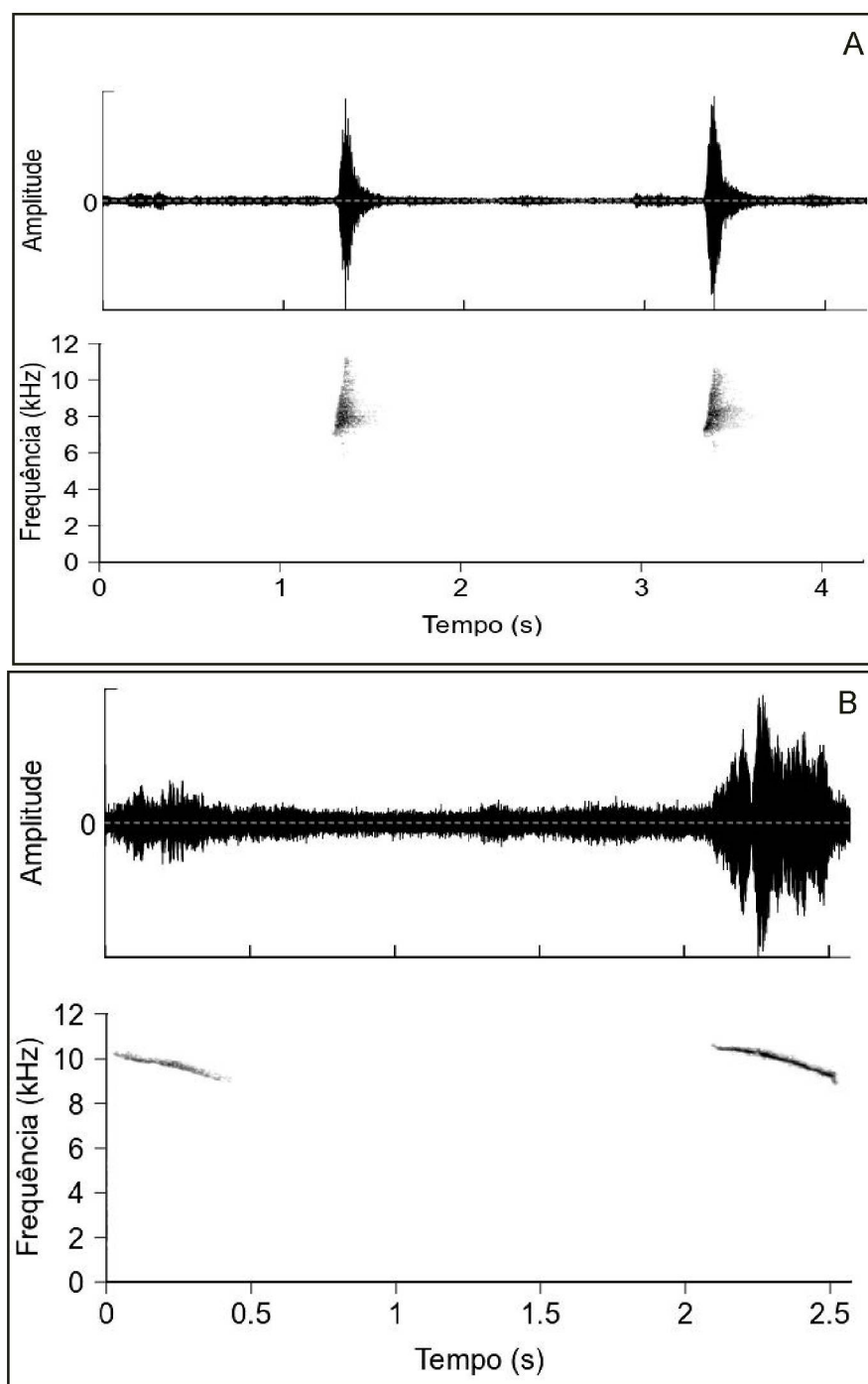
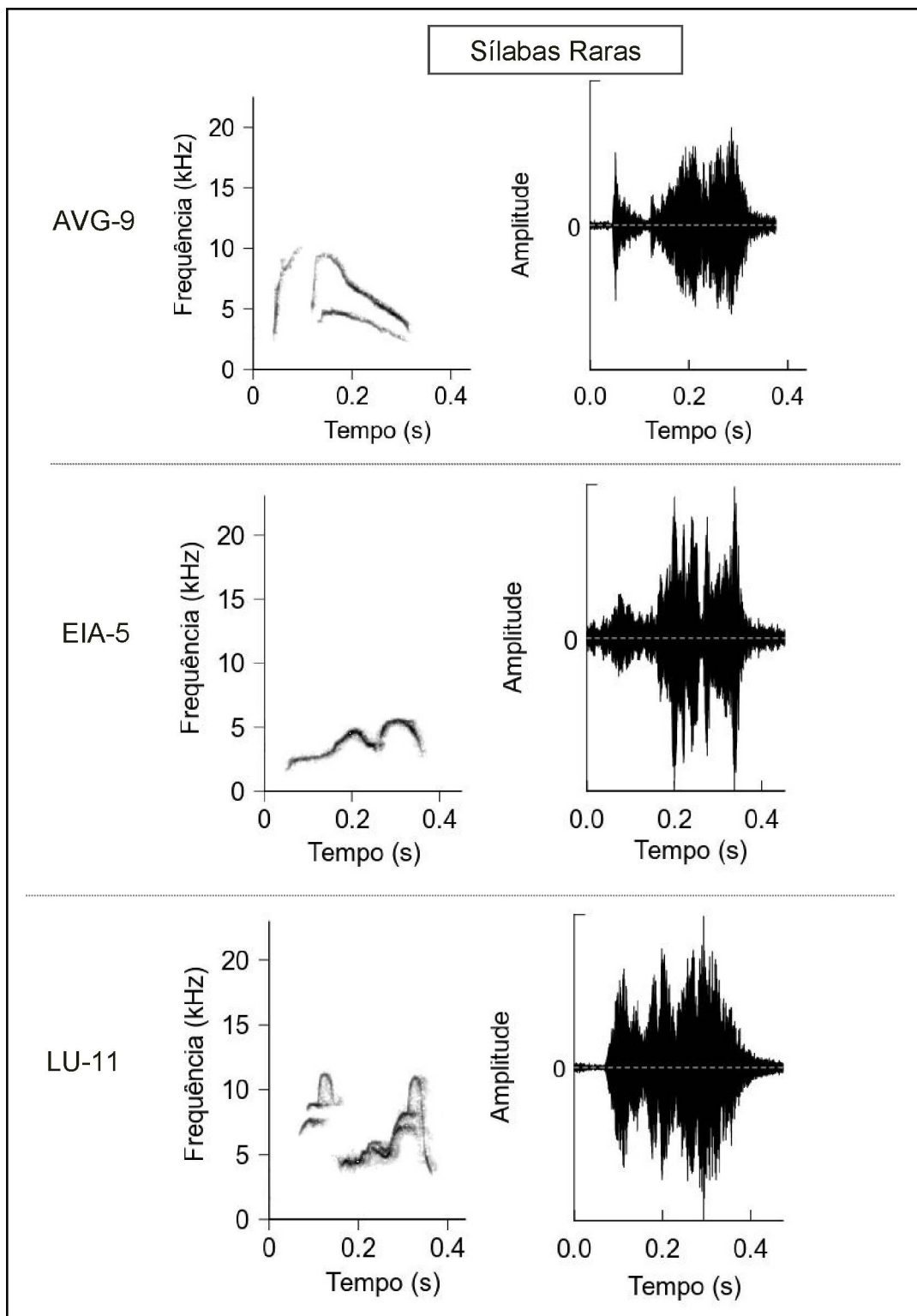
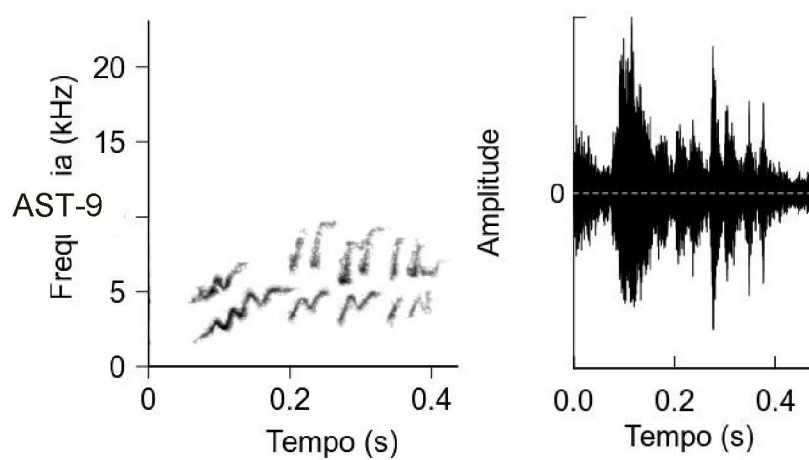
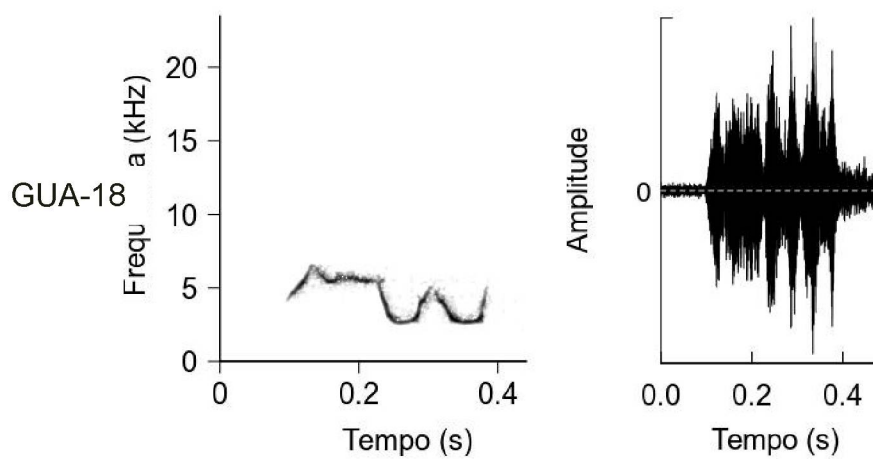
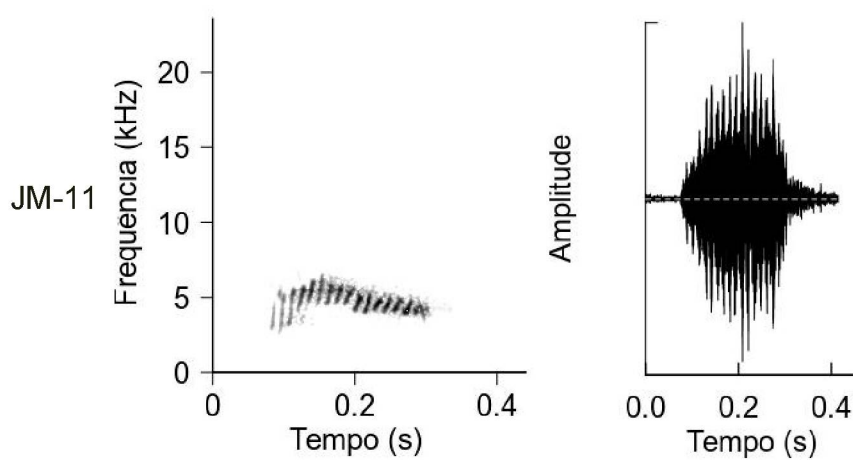


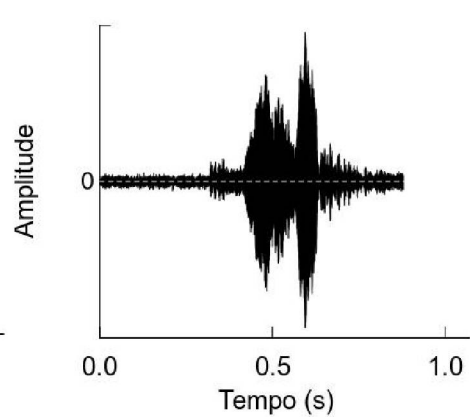
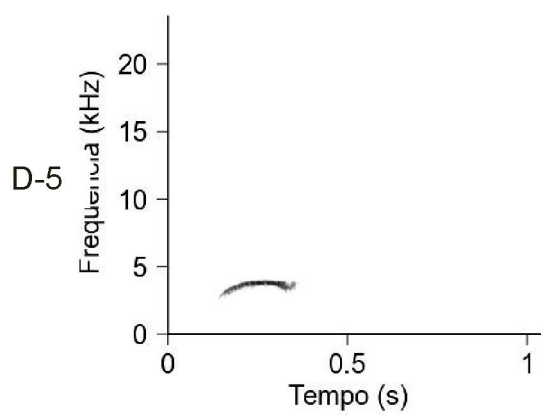
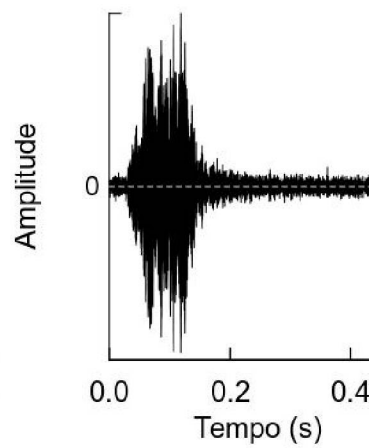
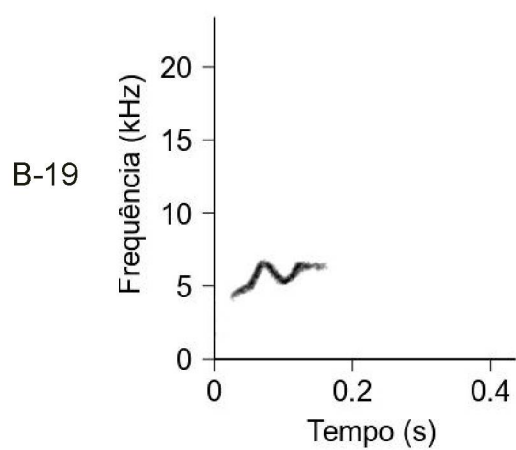
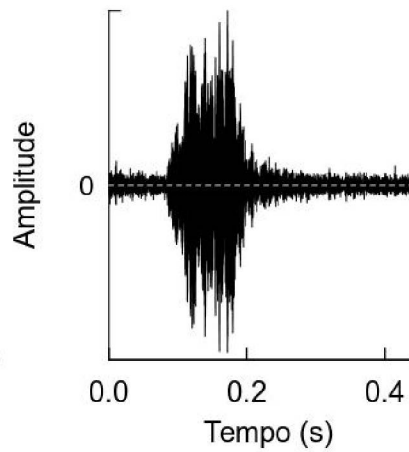
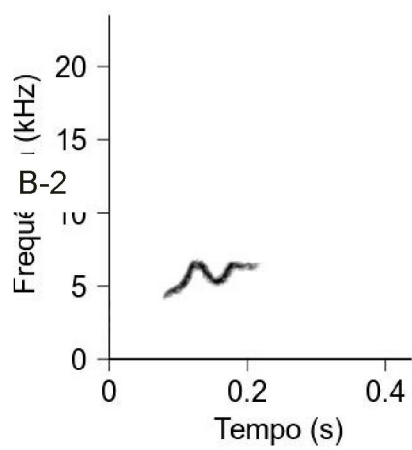
Figura 1. Oscilograma e espectrograma do chamado da fêmea (A) e dos machos (B) de *Turdus f. flavipes*.

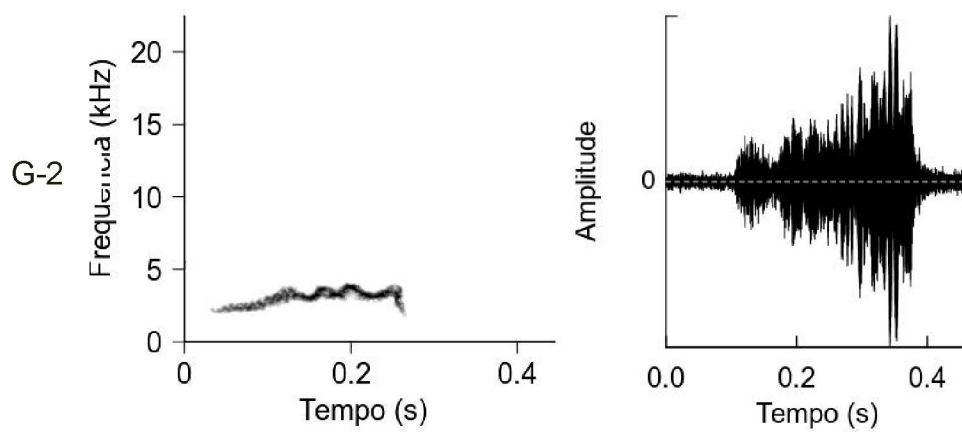
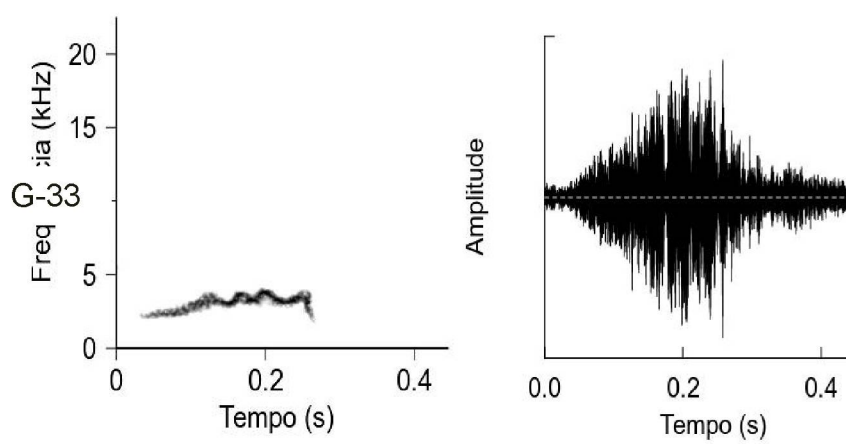
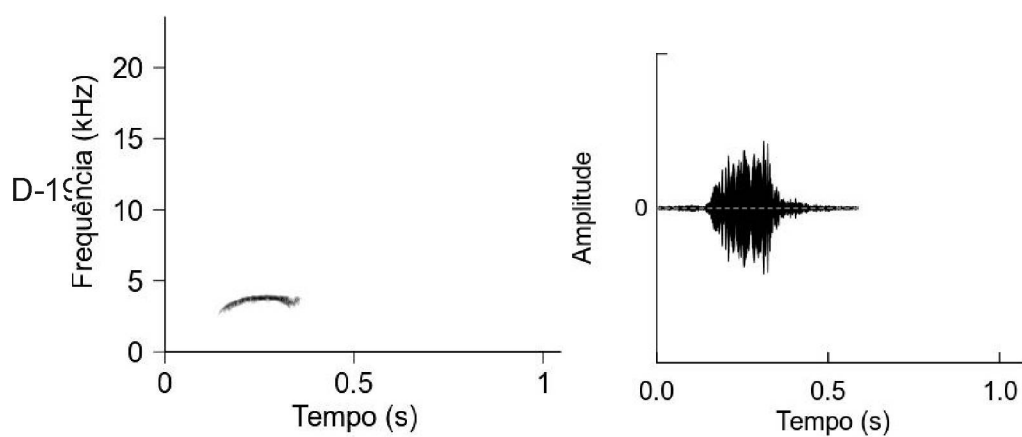


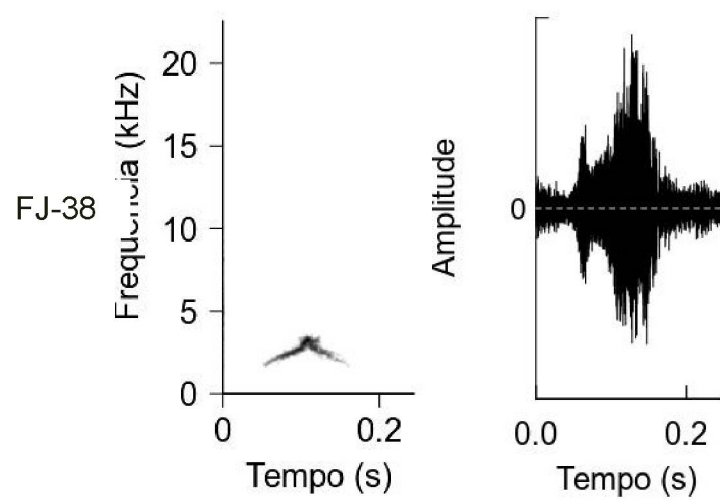
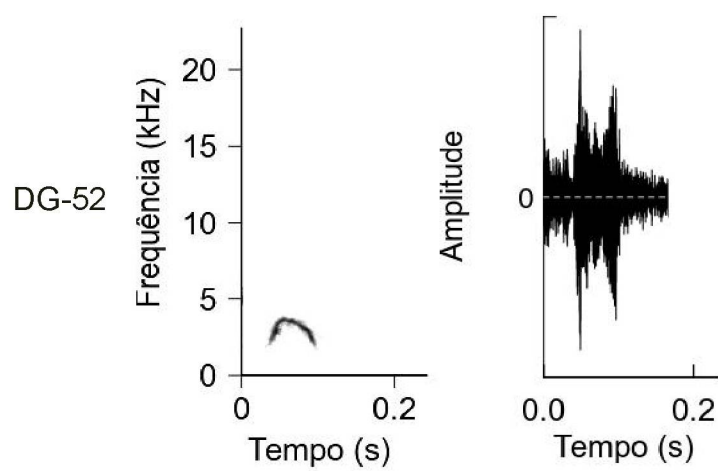
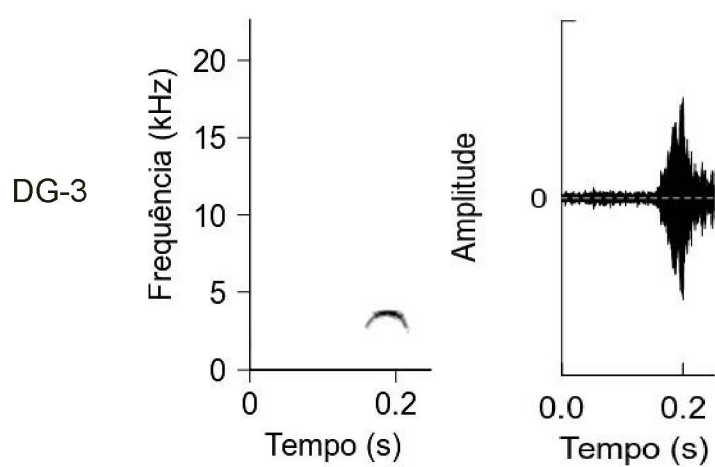
Sílabas Exclusivas



Sílabas compartilhadas pela maioria
dos indivíduos







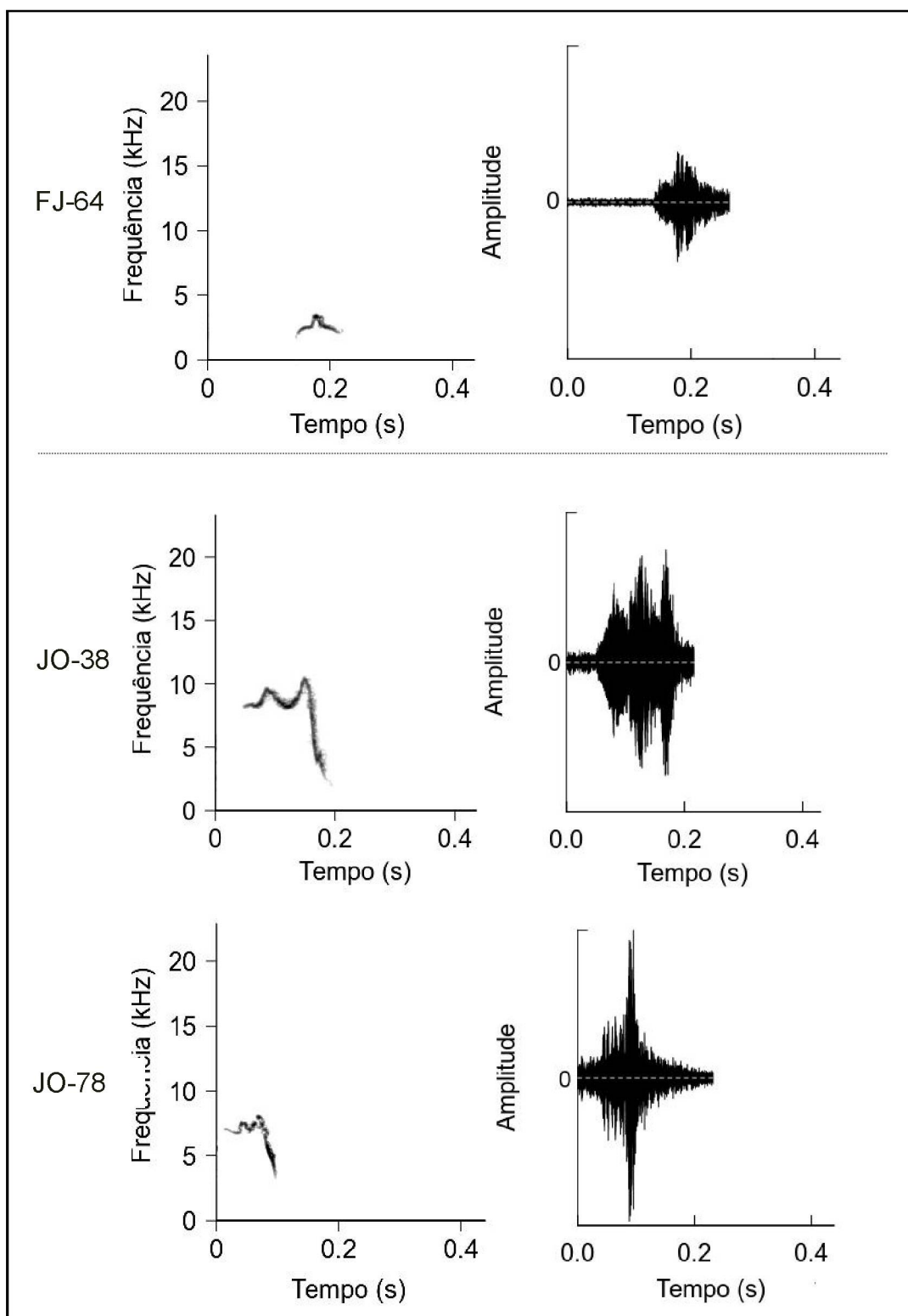


Figura 2. Amostra de algumas sílabas raras, exclusivas e das seis sílabas mais compartilhadas entre os machos de *Turdus f. flavipes* (i.e., sílabas B, D, G, DG, FJ e JO). Precedendo o sonograma está o código de identificação da sílaba e o indivíduo que a emitiu.